TEMPERATUR-ADAPTATION UND AKKLIMATISATION BEI PARASITISCHEN CALLIPHORIDEN IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ENTWICKLUNG

(Orientierung im Temperaturgradienten - Unterkühlungsfähigkeit - Kälteresistenz - Atmungsverhalten)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Mathem.-Naturw. Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu
BONN

vorgelegt von

GÜNTER A. SCHAUB

aus

GLADBECK (i.W.)

1976

BONN 1977

TEMPERATUR-ADAPTATION UND AKKLIMATISATION BEI PARASITISCHEN CALLIPHORIDEN IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ENTWICKLUNG

(Orientierung im Temperaturgradienten - Unterkühlungsfähigkeit - Kälteresistenz - Atmungsverhalten)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Mathem.-Naturw. Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu
BONN

vorgelegt von

GÜNTER A. SCHAUB

aus

GLADBECK (i.W.)

BONN 1977

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bonn

1. Referent: Prof. Dr. W. Kloft
2. Referent: Prof. Dr. G. Kneitz

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Dezember 1976

Institut für Angewandte Zoologie
der Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. W. Kloft

UNIV. LEIDEN BIBL.

Druck: Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn

Meiner Frau

Inhaltsverzeichnis

		Seite
0.	Vorwort	9
1.	Aufgabenstellung	11
2.	Material	15
2.1.	Versuchsobjekte und ihre Ökologie unter besonderer Berücksichtigung der Temperatur	15
2.1.1.	Callitroga macellaria (Fabricius)	15
2.1.2.	Lucilia cuprina (Wiedemann)	17
2.1.3.	Calliphora vicina Robineau-Desvoidy	20
2.1.4.	Vergleich der Adaptation der drei Arten	22
2.2.	Zucht	24
2.2.1.	Zuchtmethode	24
2.2.2.	Messung der Substrattemperatur als "echter Akklimatisationstemperatur"	28
2.3.	Entwicklungszeiten und ihre Korrelation zwischen den Arten	32
3.	Das Verhalten unterschiedlich adaptierter und akklimatisierter Calliphoriden im Temperaturgradienten während der Larvalentwicklung	37
3.1.	Einleitung	37
3.2.	Methode	38
3.2.1.	Aufbau der Temperaturorgel	39
3.2.2.	Variationen der Versuchsdurchführung	41
3.2.3.	Auswertung der Versuche	45
3.3.	Die Thermopräferenda der einzelnen Entwicklungsstadien	49
3.3.1.	Callitroga macellaria (37/30°C; NZ)	49
3.3.2.	Callitroga macellaria (23°C; AZ)	55

3.3.3. Lucilia cuprina (30°C; NZ)..... 56
3.3.4. Lucilia cuprina (23°C; AZ)..... 62
3.3.5. Calliphora vicina (23°C; NZ)..... 65

3.4. Das Thermopräferendum: Beeinflussende Faktoren und seine Beziehung zur Temperaturadaptation und Akklimatisation..... 71

3.5. Zusammenfassung..... 80

4. Die Unterkühlungspunkte unterschiedlich adaptierter und akklimatisierter Calliphoriden im Verlauf der Ontogenie..... 82

4.1. Einleitung..... 82

4.2. Material und Methoden..... 83
4.2.1. Untersuchte Aufzuchten und Stadien..... 83
4.2.1.1. Untersuchte Aufzuchten und Stadien bei der Bestimmung des Unterkühlungspunktes..... 83
4.2.1.2. Untersuchte Aufzuchten und Stadien bei der Bestimmung des Hämolymph-Gefrierpunktes der Larven..... 86
4.2.2. Bestimmung der Unterkühlungspunkte und der Hämolymph-Gefrierpunkte..... 86
4.2.2.1. Bestimmung der Unterkühlungspunkte..... 88
4.2.2.2. Bestimmung der Gefrierpunkte der Hämolymphe der Larven..... 89
4.2.3. Auswertung..... 90
4.2.3.1. Auswertung der Untersuchungen zum Unterkühlungspunkt..... 90
4.2.3.2. Auswertung der Untersuchungen zum Hämolymph-Gefrierpunkt..... 92

4.3. Ergebnisse..... 93
4.3.1. Die Unterkühlungspunkte in Abhängigkeit von der Ontogenie..... 93
4.3.1.1. Callitroga macellaria (37/30°C; NZ)..... 93
4.3.1.2. Callitroga macellaria (23°C; AZ)..... 96
4.3.1.3. Lucilia cuprina (30°C; NZ)..... 98
4.3.1.4. Lucilia cuprina (23°C; AZ)..... 101
4.3.1.5. Calliphora vicina (23°C; NZ)..... 104
4.3.1.6. Vergleich der Unterkühlungspunkte der Eier und Larven der drei Arten..... 107

4.3.1.7. Vergleich der Unterkühlungspunkte der Puppen der drei Arten..... 110

4.3.1.8. Vergleich der Unterkühlungspunkte der Imagines der drei Arten..... 112

4.3.2. Der Gefrierpunkt der Hämolymphe von L. cuprina NZ (30°C) und AZ (23°C) während der Larvalentwicklung..... 116

4.4. Diskussion..... 118

4.5. Zusammenfassung..... 138

5. Die Kälteresistenz unterschiedlich akklimatisierter L. cuprina während der Larvalentwicklung..... 140

5.1. Einleitung..... 140

5.2. Methode..... 141

5.2.1. Durchführung der Versuche..... 141

5.2.2. Auswertung..... 143

5.3. Ergebnisse..... 144

5.4. Diskussion..... 149

5.5. Zusammenfassung..... 155

6. Der respiratorische Stoffwechsel der Larven in Beziehung zu Temperaturadaptation und Regulation..... 156

6.1. Einleitung..... 156

6.2. Methode und mathematisch-statistische Auswertung der Versuche..... 157

6.3. Ergebnisse..... 159

6.3.1. Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Temperatur bei den einzelnen Entwicklungsstadien..... 159

6.3.2. Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs vom Alter bei verschiedenen Temperaturstufen..... 165

6.3.3. Die Änderung des Sauerstoffverbrauchs während des Versuchsablaufs..... 166

6.4. Diskussion des Atmungsverhaltens in Beziehung zu Temperaturadaptation und Regulation..... 172

6.5. Zusammenfassung..... 179

7. Gesamt-Diskussion..... 180

8. Gesamt-Zusammenfassung..... 188

9. Definitionen und Abkürzungen..... 191

9.1. Definition: Temperatur-Adaptation, -Akklimatisation und -Regulation..... 191

9.2. Verwendete Abkürzungen..... 192

10. Literatur..... 193

0. Vorwort

Herrn Prof. Dr. W. Kloft, dem Direktor des Instituts für Angewandte Zoologie, danke ich für die Überlassung des Themas und die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes sowie sein stetiges förderndes Interesse.

Allen Angehörigen des Institutes für Angewandte Zoologie, die diese Arbeit unterstützten, sei hiermit gedankt, vor allem aber Frau Dr. S. Meyer für die im besonderen Maße durch wertvolle Ratschläge und Anregungen erfolgte Förderung dieser Arbeit und die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Ebenfalls bedanke ich mich bei den Mitarbeitern des Institutes, die mich durch die Betreuung der Zuchten, Fotoarbeiten oder den Bau von Geräten unterstützten.

Frau Doris Zito bin ich für die Anfertigung eines Teils der Zeichnungen sehr zu Dank verpflichtet.

Die Berechnungen wurden in der Großrechenanlage (IBM 7090 und 370) der Gesellschaft für Mathematik und Datenverarbeitung bzw. im Regionalen Hochschulrechenzentrum der Universität Bonn durchgeführt. Mein Dank gilt hierbei Herrn Dr. Quednau und Herrn Dr. Alkhalaf für ihre Hilfe bei der statistischen Auswertung und der Erarbeitung des Rechenprogramms.

Herrn Prof. Dr. P. Karlson und Herrn Dipl.-Biochem. J. Koolman, Universität Marburg, danke ich für einen Zuchtansatz von Calliphora vicina sowie den Bayer-Werken, Wuppertal, für einen Zuchtansatz von Lucilia cuprina.

Die Untersuchungen zur Unterkühlungsfähigkeit und zum Hämolymph-Gefrierpunkt wurden mit Geräten durchgeführt, die mir freundlicherweise von Herrn Prof. Dr. W. Kirchner und Herrn Prof. Dr. D. Neumann zur Verfügung gestellt wurden.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die Herrn Prof. Dr. W. Kloft zur Unterstützung dieser Arbeit gewährte Sachbeihilfe gedankt.

1. Aufgabenstellung

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen eines Forschungsprogramms unseres Instituts zur vergleichenden Untersuchung physiologischer und biochemischer Probleme parasitischer Fliegenlarven durchgeführt.

Einerseits ergibt sich die Beschäftigung mit diesen Fliegen auf Grund des wirtschaftlichen Schadens, den sie besonders an Nutzvieh als Erreger von Myiasis (u.a. Dove, 1937; Zumpt, 1951, 1965, 1973; Lapage, 1959) (aber auch als Überträger pathogener Keime (s. Gregor und Povolny, 1960; Greenberg, 1971, 1973)) hervorrufen können. Andererseits bieten zumindest die drei hier untersuchten Calliphoriden - Callitroga macellaria (Fabricius), Lucilia cuprina (Wiedemann) und Calliphora vicina Robineau - Desvoidy (Syn.: C. erythrocephala (Meig.)) - wegen der guten Züchtbarkeit unter weitgehend standardisierten Bedingungen und der relativ raschen Entwicklungszeit bei handlicher Größe der Tiere gute experimentelle Voraussetzungen. Hinzu kommt noch der Vorteil, daß in den fressenden und nichtfressenden L3-Stadien dieser Larven zwar morphologisch gleiche, aber in ihren physiologischen Reaktionen durchaus verschiedene Entwicklungsstadien für Vergleiche zur Verfügung stehen.

Trotz intensiver, vielseitiger Untersuchungen - v.a. an C. vicina und L. cuprina - ist der Einfluß der Temperatur besonders bei den Larven wenig untersucht worden. Hierauf weist auch Vinogradova (1974)im Zusammenhang mit der Erforschung der Überwinterung von C. vicina hin.

Bei den drei ausgewählten Arten konnte die unterschiedliche Adaptation (Def. s. Kap. 9.1), nach der C. macellaria relativ wärmebedürftig ist, C. vicina relativ kältebedürftig und L. cuprina eine mittlere Stellung einnimmt, zunächst nur aus den notwendig verschiedenen Zuchttemperaturen geschlossen werden. Die zusammengetragenen Daten über saisonales Vorkommen und Verbreitungsgebiete der drei Arten (s. Kap. 2.1.) ließen zwar eine unterschiedliche Adaptation der Imagines erkennen, vergleichende Angaben über die Larven waren aber nicht vorhanden.

Deshalb sollte nach dem Ausschalten methodischer Schwierigkeiten die Bestimmung der Thermopräferenda bei den larvalen Entwicklungsstadien der drei Arten - unter Einbeziehung der Akklimatisation - weitere Aufschlüsse über die Verschiedenartigkeit der Temperaturansprüche aufzeigen.

Zur Orientierung von Fliegenlarven im Temperaturgradienten ist uns - neben kurzen Angaben bei Handschin (1933),Hafez (1950), Kalmus (1950), Herter (1951) und Nogge (1969) - nur die Arbeit von Thomsen und Thomsen (1937) bekannt, in der das Thermopräferendum von Muscidenlarven bei mehreren Arten in Abhängigkeit von der Entwicklung ohne Einbeziehung anders akklimatisierter Tiere bestimmt wurde. In keinem Fall erfolgte aber eine Untersuchung fakultativ parasitischer Freßlarven.

Das Thermopräferendum einer Art gibt aber nur eine unvollständige Information über die Adaptation einer Art. So ist kein Rückschluß auf den häufig die Verbreitung einer Art bestimmenden Temperatur-Toleranzbereich möglich (und damit auf die Zuordnung zu den Eury- oder Stenothermen). Dies kann über die Bestimmung der Hitze- und Kälteresistenz - der Grenzen des Toleranzbereiches - erfolgen, welche die Fähigkeit einer Art zu überwintern bzw. hohe Temperaturen zu überleben widerspiegeln. (Neben Hinweisen zur unterschiedlichen Adaptation liefert die Kenntnis der schädigenden Temperaturen Voraussetzungen für weitere ökologische und physiologische Versuche.)

Zwar sind zur Temperaturresistenz von Calliphoridenlarven einige Untersuchungen durchgeführt worden, aber ein Vergleich unterschiedlich adaptierter Arten fehlt. Ferner erfolgte weder bei den Arbeiten zur Hitzeresistenz (u.a. Davison, 1969; Färber, 1974) noch bei denen zur Kälteresistenz (Evans, 1934, 1935a, b; Laake et al, 1936) eine Berücksichtigung der jüngeren Freßlarven.

Die Hitzeresistenz der drei Arten wurde - im Rahmen des oben erwähnten Forschungsprogramms - inzwischen in Abhängigkeit von der Entwicklung der Larven bestimmt (Meyer, 1976 b). Die Untersuchung der unteren letalen Temperatur sollte zunächst über die Bestimmung des Unterkühlungspunktes erfolgen, der nach Meinung

vieler Autoren die Kälteresistenz bestimmt, sofern nicht schon Temperaturen über dem Gefrierpunkt letal sind oder eine Gefrierresistenz vorliegt.

Bei der einzigen hierzu an einer Calliphoride vorliegenden Arbeit von Ring (1972) war kein Vergleich der Unterkühlungspunkte unterschiedlich adaptierter und akklimatisierter Arten erfolgt.

Im Verlauf der Untersuchungen ergaben sich Besonderheiten, auf Grund derer der Unterkühlungspunkt nicht unbedingt als Maß für die untere letale Temperatur anzusehen war. Direkte Bestimmungen der Kälteresistenz waren deshalb notwendig, wobei neben den sofortigen Auswirkungen auch die Schädigung der weiteren Entwicklung bis zum Schlupf untersucht wurde. Dies erfolgte exemplarisch an L. cuprina unter Einbeziehung einer an eine tiefere Temperatur akklimatisierten Aufzucht.

Die Kenntnis dieser durch die Temperatur-Adaptation bestimmten Parameter liefert die Voraussetzung für Vergleiche physiologischer Untersuchungsergebnisse. In dieser Arbeit sollen die Temperatur-Parameter der Calliphoriden zur Deutung von Besonderheiten herangezogen werden, die bei der Erforschung des zeitabhängigen Atmungsverhaltens der Freß- und Wanderlarven von C. macellaria auftraten (Meyer, 1971) und die als Stoffwechselregulationen in Abhängigkeit von der Temperatur-Adaptation gedeutet wurden.

Ausgehend vom unterschiedlichen Atmungsverhalten wurde die Möglichkeit einer Methode zur Bestimmung von "Standardtemperaturen" aufgezeigt. Unter Standardtemperatur soll hierbei die Temperatur verstanden werden, bei welcher der Stoffwechsel seine Gleichgewichtslage auf Grund der Temperatur nicht verändern muß. Die Kenntnis der Standardtemperatur ermöglicht es, Versuche mit verschiedenen Arten und Entwicklungsstadien bei biologisch vergleichbaren Temperaturen durchzuführen.

Es war also naheliegend, die Untersuchungen zur Bestimmung der Standardtemperaturen an C. macellaria durch Versuche an anders temperatur-adaptierten Fliegenlarven wie L. cuprina und C. vicina zu ergänzen und so gleichzeitig weitere Daten

zur Atmungsphysiologie von Calliphoriden-Larven im Verlauf der Entwicklung zu erhalten.

Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie fressender (parasitischer) und nichtfressender (bodenlebiger) Calliphoriden-Larven (C. macellaria) in Abhängigkeit von der Temperatur und anderen ökologischen Faktoren liegen wohl nur von Meyer (1971) vor. Dahlhelm (1970, 1973 b) und Grosse (1973, 1975) beschränkten sich auf das L3-Stadium von C. vicina.

Die vorliegende Arbeit setzt sich demnach zum Ziel, ein umfassendes Bild über den Einfluß des Faktors Temperatur auf ektotherme Organismen durch folgende Untersuchungen zu erhalten:

1. Erfassung der Thermopräferenda der verschiedenen larvalen Entwicklungsstadien der 3 Arten (unter Einbeziehung der Akklimatisation), um deren unterschiedliche Temperaturansprüche zu belegen.

2. Untersuchung der unteren Temperaturgrenze unter Berücksichtigung der Akklimatisation durch Bestimmungen
   a) des Unterkühlungspunktes während der gesamten Ontogenie bei den drei Arten;
   b) der Hämolymph-Gefrierpunkte im Verlauf der Larvalentwicklung von L. cuprina zur Beurteilung der den Unterkühlungspunkt bestimmenden Faktoren;
   c) der Kälteresistenz der Larven von L. cuprina.

3. Erfassung des Atmungsverhaltens der Larven der drei Arten in Abhängigkeit von
   a) der larvalen Entwicklung;
   b) der Temperatur (aber beschränkt auf meist nur drei Temperaturstufen wegen der spezielleren Fragestellung; s. c);
   c) der Versuchszeit, um damit Temperatur-Regulations- und Adaptationsphänomene nachzuweisen;

   Erhärtung einer Möglichkeit der Bestimmung von Standardtemperaturen durch Messungen des zeitabhängigen Atmungsverhaltens.

2. Material

2.1. Versuchsobjekte und ihre Ökologie unter besonderer Berücksichtigung der Temperatur

2.1.1. Callitroga macellaria (Fabricius)

Synonyme: Cochliomyia, Chrysomyia

Vorkommen (mit Klima): Dieser oft als "secondary screw-worm" bezeichnete fakultative Parasit der verschiedensten Warmblüter (Cushing und Patton, 1933) lebt in den Tropen und Subtropen der Neuen Welt. Der von Hall (1948) angegebene Verbreitungsbereich (südl. Kanada bis Chile und Argentinien) bezieht sich auf die Sommerpopulation, die jedes Jahr vom Süden her aufgebaut werden muß.

Vor allem im Süden der Vereinigten Staaten, wo große Gebiete klimamäßig der Trockensavanne zuzuordnen sind (Jahrestemperaturen zwischen ca. +2°C und 22° bis 35°C; meist heftige Sommerregen, trockenere Winter) und wo im Gegensatz zu den Tropen der Einfluß der Temperatur als begrenzender Faktor klarer zu erkennen ist, wurde die Ökologie von C. macellaria intensiv untersucht (u.a. Cushing und Parish, 1938; Deonier, 1942; Parish, 1945).

Adulte: Deonier (1942) in Arizona und Cushing und Parish (1938) in Texas fanden bei Fallenversuchen übereinstimmend jahreszeitliche Unterschiede der Populationsstärken - mit sehr vielen Tieren vom späten Frühjahr (April) bis zum späten Herbst (Oktober/November). Bei mittleren Monatstemperaturen bzw. einem 10-Tage-Mittel über 21° bis 26°C zeigten sich starke Zunahmen der Populationen, bei Temperaturen unter ca. 15°C ergab sich eine bedeutende Abnahme. Eine Reduzierung im Sommer dürfte nach Bishopp (1915) durch sehr trockene Perioden möglich sein. An der nördlichen Grenze des Verbreitungsbereiches in Ohio soll nach Hall (1948) C. macellaria nur vom Juni bis zum September auftreten.

Eiablage: a) An lebenden Tieren: Zur Eiablage wurden nach Knipling und Travis (1937) im Gegensatz zu C. hominivorax (Coquerel) wegen des langhaarigen Fells Wunden bei Schafen bevorzugt. Diese waren - evtl. durch pH-Änderungen (vergl. Laake und Smith,1938) - besonders attraktiv, wenn sich schon Larven darin entwickelten. Der hieraus resultierende immer stärkere Befall führte meistens zum Tod des Wirtstieres.

b) An Kadavern: Nach Deonier (1940) wurden die natürlichen Körperöffnungen bevorzugt, aber bei ausreichender Feuchtigkeit erfolgten die Eiablagen auf dem gesamten Körper, nach Bishopp (1915) besonders auf gerade abgestorbenen Tieren.

Larvalentwicklung: a) An lebenden Tieren: Bei dieser parasitischen Lebensweise wirken sich Außenfaktoren meist nur in gedämpfter Form aus, bleiben aber nach Untersuchungen an Hypodermatiden nicht ohne Einfluß auf die Temperatur des befallenen Gewebes (Madel, 1971; Nogge, 1969).

b) An Kadavern: Die Entwicklung der Larven von C. macellaria ist aber nicht an lebendes Gewebe gebunden, sondern kann auch vollständig in Kadavern erfolgen. Bei Untersuchungen von Deonier (1940) in Texas sank ohne einen vorherigen Befall die Kadavertemperatur von Schafen oder Ziegen (s. auch L. cuprina) im Winter in Abhängigkeit von der Außentemperatur ab, wobei mittags je nach der Sonneneinstrahlung höchstens 20°C über der Lufttemperatur gemessen wurden. Am Anfang der Larvalentwicklung gelang es nur größeren Larvenansammlungen, bei Außentemperaturen von -4°C aktiv zu bleiben. Ungefähr vier Tage nach einem Befall lag die Temperatur - bei Außentemperaturen von 16 bis 21°C - im Kadaver durchschnittlich 5 bis 11°C höher - maximal 39°C in bestimmten Bereichen - mit einer immer mehr zunehmenden Dämpfung der Tagesschwankungen. Im Bereich der Larvenansammlungen betrug die Temperatur normalerweise 38 bis 43°C mit einer maximalen Differenz von 28°C. Ab ca. 49°C wanderten die Larven in kühlere Bereiche ab. Bei kleineren Kadavern (z.B. Lamm, Fuchs, Hase) konnte keine

Temperatur deutlich oberhalb der Lufttemperatur aufgebaut oder gehalten werden.

Verpuppung: Zur Verpuppung lassen sich die Larven aus der Wunde fallen bzw. kriechen meistens etwas vom Kadaver weg und graben sich nach Untersuchungen von Melvin (in Laake et al, 1936) je nach der Bodenbeschaffenheit im Durchschnitt 3,5 bis 4,5 cm (maximal 12,7 cm; C. hominivorax bis zu 42 cm) in den Boden ein, wobei feucht-nasse Stellen gemieden werden.

Überwinterung: Eine Überwinterung ist für C. macellaria nur in milden Wintern im Süden der Vereinigten Staaten bei einer Verzögerung der Entwicklung aller Stadien möglich, ohne daß aber ein bestimmtes Überwinterungsstadium existiert (s. auch Bishopp, 1915; Lindquist, 1954). Nach der Entwicklung in größeren Kadavern (Deonier, 1940) bewirken aber die tieferen Außentemperaturen eine hohe Mortalität. Nach Parish (1945) überlebte von ca. 12.000 ausgesetzten Larven und Puppen kein Tier den sehr kalten Winter 1936/37, und von 45.000 C. hominivorax schlüpften 6 Tiere. Bei dieser Art fand Deonier (1945) zur gleichen Zeit in anderen Lokalitäten von Texas, daß die durchschnittliche Monatstemperatur von 5°C für alle Stadien letal war. Nach Lindquist (1954) wird bei beiden Arten durch mittlere Temperaturen von 9,4 bis 12,2°C in den drei Wintermonaten eine Überwinterung verhindert.

2.1.2. Lucilia cuprina (Wiedemann)

Synonyme: Phaenicia; weitere Syn. siehe Zumpt (1965)

Vorkommen (mit Klima): Lucilia cuprina, oft als "fleece worm" ("sheep blowfly") bezeichnet, ist v.a. in den Tropen und Subtropen der Alten Welt ein fakultativer Parasit der verschiedensten Warmblüter (zusammenfassende Darstellungen s. Smit, 1931; Norris, 1959, 1965; Shanahan, 1965; Foster et al, 1975). Sie bewohnte ursprünglich relativ trockene und warme Ge-

biete Afrikas und Asiens und kommt erst neuerdings in Australien vor - aber nicht in Europa.

Lucilia cuprina findet sich nach Waterhouse und Paramonov (1950) außer in Tasmanien in allen Schafzuchtgebieten Australiens, vor allem aber in den subtropischen (Feuchtsavanne: kein Monat unter 18°C; Haupttrockenzeit ist im Winter) und semiariden (Trockensavanne: siehe C. macellaria) Zonen im Osten Australiens, wohingegen L. sericata (Meig.) kühlere, feuchte Bereiche benötigt.

Adulte: Mit Hilfe von Fallenversuchen stellten Guerney und Woodhill (1926) in New South Wales jahreszeitliche Schwankungen der Populationsstärke fest (Bestimmung als Lucilia sericata (Meig.) erfolgte, bevor erkannt wurde, daß in Australien vor allem L. cuprina vorkommt). In den warmen Monaten September, Oktober (mittlere Monatstemperatur: 17°C, 21°C) und Mai (13°C) wurden sehr viele Tiere gefangen, in den kühleren Monaten Juni und Juli (10°C, 8°C) bedeutend weniger, und in den heißesten Monaten Januar bis März (26°C, 27°C, 23°C) kein Tier. In anderen Gebieten Australiens wurden ähnliche Abhängigkeiten von der Temperatur festgestellt (vergl. Gilmour et al, 1946).

Eiablage: a) An lebenden Tieren: L. cuprina gehört zur Gruppe der primären Myiasis-Fliegen, d.h. sie tritt fast immer als erste Art am Tier auf, z.T. als Initiator durch den Befall unverletzter Tiere. Sie soll nach Mackerras und Fuller (1937) über 90% aller Fälle von Schafmyiasis verursachen. Zur Eiablage wurden bei den Untersuchungen von Barton Browne (1958, 1962, 1965) feuchte, dunkle Höhlungen im Fell von Schafen bevorzugt. Außerdem wirkten eiablegende ♀♀ und Zersetzungsprodukte, die durch einen schon vorhandenen Befall oder nach Fiedler (1951) in verschmutzten, feuchten Vliesteilen z.T. durch die Einwirkung von Bakterien (fleece "rot") entstanden waren, besonders attraktiv, was v.a. bei einer feucht-warmen Witterung eine starke Zunahme des Befalls bedingte. Die Ablage der Eier eines oder mehrerer ♀♀ zu einem Eipaket soll die inneren Eier und jungen

Larven gegen Austrocknung schützen.

b) An Kadavern: Nach Shanahan (1965) scheint sich L. cuprina in stärkerem Maße durch den Befall lebender Tiere als von Kadavern zu vermehren. Für die Eiablage an Kadavern dürften nach Holdaway (1932), Fuller (1934) und Baker und Schoof (1955) die bei C. macellaria aufgeführten Verhaltensweisen zutreffen.

Larvalentwicklung: a) An lebenden Tieren: Die Larven können sich nach Fiedler (1951) von nekrotischem Gewebe, jedoch ohne Wunden auch von Epidermiszellen und - nach dem Entstehen oberflächlicher, nässender Wunden - v.a. von austretender Lymphe und absterbenden oberen Gewebeschichten ernähren. Sie halten sich meist nicht direkt an der Körperoberfläche auf, sondern etwas mehr außen, in der Wolle. Bei dieser Ernährung entwickeln sie sich aber nicht so gut wie auf Fleisch. Durch den Entzündungsherd kann die Körpertemperatur der Schafe schnell auf 41°C und mehr ansteigen. Auch nach Beendigung der Freßlarvenperiode bleiben sie nach Foster et al (1975) noch einige Zeit auf dem Schaf.

Lucilia dürfte bei einer Entwicklung in Wunden ungefähr die gleichen Temperaturbedingungen vorfinden wie C. macellaria und bei einer Entwicklung im Fell einer stärkeren Abhängigkeit von der Außentemperatur ausgesetzt sein.

b) An Kadavern: Die Überlebensquote der Larven von L. cuprina ist bei einer Entwicklung in Kadavern nach Foster et al (1975) im Verhältnis zu einer im lebenden Schaf sehr gering. Dies kann, obwohl diese Art meistens vor den anderen am Kadaver auftritt, 1. durch andere konkurrierende "blowflies", 2. durch zu hohe Temperaturen des Kadavers (s. C. macellaria) und 3. durch räuberische Arthropoden, die erst bei älteren Kadavern auftreten und dann die abwandernden Larven erbeuten, bedingt sein.

Eine Ausnahme bilden "Myiasis-Kadaver", d.h. vor dem Tode befallene Tiere, bei denen außerdem nach Cragg (1955) bei L. sericata z.B. Schafe noch 5 bis 8 Tage nach dem Tod eine Temperatur

von 40°C besaßen. Diese Temperatur wurde bei einem Befall eines Kadavers nur in kleinen Bereichen mit großer Aktivität der Larven erreicht.

Verpuppung: Zur Verpuppung, die dann meistens innerhalb eines Tages erfolgt, lassen sich die Larven von L. cuprina ebenfalls aus den Wunden fallen bzw. kriechen vom Kadaver weg und graben sich bis zu durchschnittlich 1,5 cm in den Boden ein (Foster et al, 1975).

Überwinterung: Nach Mackerras (1933) erfolgt die Überwinterung im Vorpuppenstadium, wobei nach Kitching (1974) und Foster et al (1975) die Verpuppung durch Temperaturen unter 10°C und eine hohe Feuchtigkeit verhindert wird. Es liegt aber keinesfalls wie bei anderen Lucilia-Arten, z.B. L. sericata (Cousin, 1929 a,b,c,d,e, 1932) und L. caesar (Fraser, 1957; Ring, 1967 a, b, 1968, 1971), eine Diapause vor. Wanderlarven von L. sericata überwintern nach Davies (1929) in einer Tiefe von mindestens 12,7 cm, wandern aber im Frühjahr hoch, um sich ca. 1 cm unter der Oberfläche zu verpuppen.

2.1.3. Calliphora vicina Robineau-Desvoidy

Synonyme: C. erythrocephala (Meigen); weitere Syn. siehe Zumpt (1965)

Vorkommen (mit Klima): C. vicina ruft nur gelegentlich Myiasis hervor und lebt sonst vor allem saprophag. Nach Zumpt (1965) bewohnte sie ursprünglich den holarktischen Raum, kommt aber seit einiger Zeit auch im Orient, in Australien und in Bereichen der Neuen Welt vor. Sie bevorzugt nach Povolny (1971, S. 23) von ihm als Eubiocoenosen bezeichnete natürliche Habitate, ist jedoch auch in bewohnten Gegenden anzutreffen. Unterschiede im Grad der Synanthropie, d.h. der Stärke des Auftretens in Relation zur menschlichen Besiedlungsdichte, liegen nach Nuorteva (1963) und Nuorteva und Laurikainen (1964)

in Abhängigkeit vom Klima vor. Eine stärkere Bindung dieser Art an menschliche Siedlungen findet sich an den Verbreitungsgrenzen, sowohl im Süden (Nuorteva, 1963) als auch im Norden (Nuorteva und Vesikari, 1966; Nuorteva, 1967), wo sie als südlichere Art den unbewohnten Gegenden der Subarktis nicht angepaßt ist.

Im ursprünglichen Verbreitungsgebiet von C. vicina findet sich ein ozeanisches oder festländisches Klima, d.h. mit mittleren Temperaturen im wärmsten Monat bis 22°C oder über 10°C und im kältesten Monat meist unter dem Gefrierpunkt (ca. -3°C).

Adulte: Wardle (1927) stellte in England einen Anstieg der Populationsstärke im Frühjahr fest, wenn die niedrigste Tagestemperatur über 5°C lag, und einen Abfall im Herbst, wenn sie darunter lag. Ihre Anstiege im Verlauf des Sommers führte er auf Schlupfmaxima zurück. Eine Begrenzung durch hohe Temperaturen ist aus den Fallenversuchen von Cushing und Parish (1938) zu ersehen, bei denen sie nur in den kühleren Monaten einige C. vicina fingen. Nach Nuorteva (1969) und Greenberg und Povolny (1971) tritt C. vicina in den gemäßigten Breiten v.a. im Frühjahr und Herbst auf, in den Subtropen im Winter und in den subpolaren Bereichen im Sommer.

Eiablage: a) An lebenden Tieren: Welche Faktoren die Eiablage auf lebendes Gewebe induzieren, ist unseres Wissens noch nicht untersucht worden. Da diese Art selten als primäre Myiasis-Fliege auftritt, dürfte sie vor allem durch schon befallene Wunden zur Eiablage angeregt werden.

b) An Kadavern: Die ♀♀ werden nach Zumpt (1965) durch jedes "faul-riechende" Abfallprodukt - auch Faeces - zur Eiablage angelockt.

Larvalentwicklung: Temperaturen des Substrates während der Larvalentwicklung von C. vicina sind unseres Wissens noch nicht festgestellt worden. Bei einer Infektion von lebendem Gewebe dürften aber ungefähr die gleichen

Bedingungen gelten wie bei den anderen Arten. Erstaunlicherweise kann sich diese Art aber durchaus im Körperinneren von Menschen entwickeln (u.a. Harvey, 1934; Nuorteva und Auvinen, 1968), eine Möglichkeit, die Ratcliffe (1935) ausschloß.

Verpuppung: Zur Verpuppung gräbt sich diese Art ebenfalls etwas in den Boden ein. Nach Cragg (1955) wandern die Larven von C. vicina wie Lucilia weiter vom Kadaver weg (ca. 3 bis 4 m), was v.a. einen Schutz gegen räuberische Arthropoden darstellen soll, und graben sich nach Graham-Smith (1916) zur Verpuppung etwa 4 bis 5 cm tief in den Boden ein. Green (1951) beobachtete eine Abwanderung von "blowfly"-Larven (u.a. C. vicina) in trockenere Bereiche, wenn der Boden zu feucht wurde.

Überwinterung: Wardle (1927) beobachtete wie Graham-Smith (1916) aktive adulte C. vicina im Winter. Beide führen den starken Anstieg im Frühjahr aber v.a. auf die verzögerte Entwicklung der letzten Herbstgeneration zurück, von der sich die überwinternden Vorpuppen erst im März/April verpuppten. Die Imagines schlüpften erst, wenn die Boden-Temperatur $5^{\circ}C$ überstieg. Nach Vinogradova und Zinovjeva (1972) und Vinogradova (1974) erfolgt die Überwinterung der Vorpuppen in einer durch die ♀♀ induzierten Diapause.

2.1.4. Vergleich der Adaptation der drei Arten

Möglichkeiten zu direkten Vergleichen der Adaptation der drei Arten in ihren natürlichen Habitaten bieten nur Untersuchungen aus den Vereinigten Staaten. Leider sind uns keine Angaben über Temperaturansprüche der Larven bekannt, und bei den Fallenfängen der Adulten fehlt bei Lucilia häufig die genaue Artangabe. Da nach Mackerras (1933) das saisonale Auftreten von L. sericata keine großen Unterschiede zu L. cuprina aufweist - die ersten Fänge von L. cuprina erfolgten 14 Tage später - wird diese Art

in den Vergleich mit einbezogen.

Eine unterschiedliche Adaptation dürfte das frühe Auftreten von C. vicina-Imagines Mitte März in Iowa bewirkt haben (Bruce und Knipling, 1936). Die ersten L. sericata folgten drei Wochen später. Dagegen waren wahrscheinlich die ersten Fänge von C. macellaria Mitte Mai v.a. von der Entfernung der Überwinterungs-Möglichkeit abhängig.

Das saisonale Auftreten aller drei Arten (Summe der Fänge von 4 Jahren) konnten Cushing und Parish (1938) in Texas verfolgen, wobei sie aber nur wenige L. cuprina (ebenso wie L. sericata) und C. vicina fingen. Hierbei trat C. vicina nur in den kühleren Monaten auf, wenn die Durchschnittstemperatur (von 4 Jahren) noch nicht über 19°C angestiegen war bzw. ca. 10°C wieder erreicht hatte. L. cuprina fand sich bei Temperaturen von ca. 19 bis 22°C (ebenso wie L. sericata), was mit den in Australien gefundenen Werten übereinstimmt, und C. macellaria v.a. während der folgenden heißen Jahreszeit bei Temperaturen bis 28°C. Eine solche Abhängigkeit zeigte sich zwischen L. sericata und C. macellaria bei Deonier (1942) in Arizona. Die optimale Temperatur für L. sericata lag bei einem Monatsmittel von 15,5 bis 21°C und für C. macellaria bei 21 bis 26,5°C.

Angaben von Deonier (1940) über die tiefsten Luft-Temperaturen, bei denen aktive Imagines an Kadavern beobachtet wurden, besitzen nur eine relative Bedeutung, da nicht die Temperatur auf dem Kadaver selbst gemessen wurde: Calliphora spp. waren bei 4,4 bis 10,0°C aktiv (tiefster Wert 1,7°C), L. sericata bei 10,0 bis 12,7°C (tiefster Wert 10,0°C) und C. macellaria bei 12,7 bis 15,5°C (tiefster Wert 10,6°C), wobei Kopulation und Eiablage von C. macellaria bei 15,5°C beobachtet werden konnte.

Die zunächst hauptsächlich aus den notwendig verschiedenen Zuchttemperaturen geschlossene unterschiedliche Temperaturadaptation läßt sich also auf jeden Fall für die Imagines aus den zusammengetragenen Daten über die Verbreitungsgebiete und das z.T. saisonale Auftreten belegen. Danach ist C. macellaria relativ wärmebedürftig, C. vicina relativ kältebedürftig, während L. cu-

prina eine mittlere Stellung einnimmt.

2.2. Zucht

2.2.1. Zuchtmethode

Zuchtansätze:

1. C. macellaria:
   Ende Mai 1967 von den Bayer-Werken, Wuppertal; inzwischen in über 170 Generationen gezüchtet. Es soll sich um einen Wildstamm aus Mexiko handeln. F. Zumpt bestimmte das Material als C. macellaria.

2. L. cuprina:
   Mitte März 1971 von den Bayer-Werken, Wuppertal; inzwischen in der 100. Generation gezüchtet.

3. C. vicina:
   1. Zuchtansatz: 11.6.1971; 2. Ansatz: 11.10.71 vom Institut für Physiologische Chemie, Universität Marburg (Prof. Karlson); inzwischen in der 60. Generation gezüchtet.

Standardisierung:

Bei allen drei Arten wurde versucht, die Zucht so weit wie möglich zu standardisieren. Waren für einige Versuche zusätzliche Standardisierungsschritte notwendig, so werden diese bei den

entsprechenden Kapiteln aufgeführt.

1. Übertragen von Junglarven statt von Eiern auf Substrat. Die Eier wurden nach der Eiablage in einer "feuchten Kammer" (Gefäß mit Filterpapier, das stark mit physiologischer Lösung nach Ephrussi und Beadle (1953) angefeuchtet war) im Thermostaten bei der entsprechenden Temperatur ausgebrütet. Eine genaue Anzahl (200) der frisch geschlüpften Larven wurde schnell auf das entsprechende Substrat, das bereits die jeweilige Zuchttemperatur aufwies, übertragen. Nach Meyer (1971) spielt die Individuendichte bei der Aufzucht eine Rolle. Ebenfalls war durch diesen Standardisierungsschritt das Alter aller Larven genau festgelegt, was vor allem bei Versuchen mit relativ jungen Stadien wichtig ist.

2. Die Substratoberfläche, gegeben durch einheitliche Zuchtgefäße, wurde konstant gehalten, was nach Meyer (1971) einen Einfluß auf die Entwicklung hat.

3. Das Fleisch wurde ca. 12 h nach dem Abwandern der Larven entfernt, um Tiere zu eliminieren, deren Entwicklung eine zu starke Verzögerung aufwies. Falls Wanderlarven für Versuche benötigt wurden, erfolgte vorher eine Kontrolle des rechtzeitigen Abwanderungszeitpunktes und der Feuchtigkeit des Sandes.

4. Der Schlupfzeitraum der Adulten wurde auf 24 h (max. 48 h) festgelegt. Hierdurch waren alle Weibchen bei der Eiablage etwa gleich weit entwickelt.

5. Das Alter der Weibchen war bei allen Eiablagen gleich (alle 3 Arten 10 Tage):

   a) bei C. macellaria war dieses Alter nach den Ergebnissen von Meyer (1971) optimal.

   b) bei L. cuprina nimmt nach Webber (1955) ca. vom 14. Tag nach dem Schlupf die Lebensfähigkeit der Eier ab. Deshalb

Tab. 2.-1 Zuchtmethode

	Callitroga macellaria	Lucilia cuprina	Calliphora vicina
1. Adulte			
Käfige	mit Tüll bespannte Stahlgestelle (20 x 20 x 40 cm)		
Zuchttemperatur	28 - 30°C (Zuchtraum)		23°C (Thermostat)
rel. Luftfeuchtigkeit	ca. 40% (Zuchtraum)		75% (Thermostat)
Nahrung	1. Gemisch Milchpulver - Honig - Hefe (1 : 1 : 1/2)		
	2. Rinderblutserum mit Honig (auf 200 cm^3 ca. 1 gehäufter Eßlöffel)		2. Rinderblutserum mit Honig (wie C. macellaria)
			3. Honig
Wasser	feuchter Sand		
2. Eiablage	Fliegen mindestens 1h vorher und während der Eiablage mit 25-W-Glühbirne beleuchtet.		
Substrat	Herzfleisch	gemahlenes Pferdefleisch	Rindfleisch
	Substrat in einer Plastikschachtel, die über dem Substrat zur Hälfte abgedeckt wurde, damit um das Fleisch das feucht-warme, besonders attraktive Klima entstehen konnte.		

Zeitraum	1/2 - max. 1 Stunde		1 - max. 2 Stunden
Ausbrüten im Thermostaten bei	37°C	30°C	23°C
3. Larven			
Substrat	ca. 65 g gemahlenes Pferdefleisch		ca. 80 g Rindfleisch
Aufzuchtgefäß	Das Fleisch füllte eine kleine Plastikschale aus. Diese stand in einer Plastikdose (Gefrierdose 0,8 l), die ungefähr zur Hälfte mit trockenem, sterilisiertem Sand gefüllt war, in den sich die Wanderlarven verkriechen konnten. Der Deckel der Plastikdose war teilweise ausgeschnitten und mit Drahtgaze bespannt, schloß aber so dicht ab, daß kein Tier entweichen konnte.		
Temperatur der Thermostaten	70h bei 37°C anschließend bei 30°C	30°C	23°C
4. Puppen			
ausgesiebt nach	ca. 7 d	ca. 6 d	ca. 10 d
	Einen Tag vor dem Schlupf der Adulten wurden die Puppen in die Käfige gesetzt.		

wurde entsprechend den Zuchtbedingungen, die von Barton Browne (1958) angegeben werden, die Eiablage auf den 10. Tag festgelegt.

c) bei C. vicina war im Gegensatz zu der Ausgangszucht in Marburg erst nach frühestens 8 Tagen eine Eiablage möglich. Die Eiablage wurde jeweils nach 10 Tagen durchgeführt, um immer eine ausreichende Zahl von Eiern zu erhalten.

Weitere Einzelheiten der Zucht sind in der vergleichenden Tabelle 2.-1 (S. 26/27) enthalten.

Neben den hierin aufgeführten Normalzuchten (NZ) wurden C. macellaria und L. cuprina - immer nur für eine Generation - bei 23°C aufgezogen (akklimatisierte Aufzucht; AZ), d.h. die Eier stammten von ♀♀ der NZ und entwickelten sich erst nach der Eiablage - ebenso wie die folgenden Stadien - bei 23°C. Die anderen Bedingungen, z.B. Fleischart und -menge, stimmten mit der NZ überein. Die Entwicklung bei dieser Temperatur erfolgte, ohne daß eine Verstärkung der Letalität bei den Larven oder den Puppen festzustellen war.

2.2.2. Messung der Substrattemperatur als "echter Akklimatisationstemperatur"

Nach Hase (1935) können die Temperaturen in Massenzuchten erheblich über die der Umgebung ansteigen (bei Musca bis zu 18,5°C). Deshalb ist auch bei Aufzuchten ohne Überpopulationen - v.a. vor Versuchen mit unterschiedlich akklimatisierten Tieren - zu überprüfen, welche Temperaturen bei unseren Versuchsbedingungen im Bereich der Larven auftreten, und ob bei der NZ oder der AZ durch eine stärkere Wärmeproduktion die 7°C-Differenz der Zuchttemperaturen verändert wird.

Durch die Verwendung eines Sechs-Punkt-Kompensationsdruckers (Fa. Linseis; Typ LCT 6 (Reproduzierbarkeit nach Eichung

±0,1°C) mit Bezugsmeßstelle N 40/36 und Nickel/Nickel-Chrom-Thermo-Elementen (Ø 0,2 mm)) konnte während der gesamten Larvalentwicklung ohne Störung der Tiere (abgesehen von Umplazierungen der Thermo-Elemente) die Messung erfolgen. Die Thermo-Elemente wurden so angebracht, daß die Temperaturen in verschiedenen Tiefen des Fleisches und des Sandes - mit und ohne Ansammlungen von Tieren - bei gleichzeitiger Registrierung der Lufttemperatur gemessen wurden.

Die Tiere befanden sich hierbei in einer durchsichtigen Plastikdose, so daß die Thermo-Elemente gezielt in Ansammlungen von Tieren plaziert werden konnten.

Bei den Freßlarven bildete sich meistens nur eine Gruppe von Tieren. (Nach Meyer (1971) liegt bei ihnen eventuell ein positiver Gruppeneffekt vor.) Abwanderungen der Larven aus dem relativ kleinen, durch das Thermo-Element erfaßten Substratbereich dürften nach Beobachtungen bei schwachem Rotlicht die Schwankungen der gemessenen Temperaturen bei der NZ und der AZ bewirken. (Eine Bestimmung der Aktivitätsrhythmen erscheint uns deshalb so kaum möglich.) Erst nach der Zusammenfassung mehrerer Versuche kann durch die Auswahl der maximalen Temperaturen der Temperaturbereich angegeben werden, dem die Larven bei einem bestimmten Alter ausgesetzt sind.

Bedeutend geringere Schwankungen wurden bei den Wanderlarven registriert, weil sich die Larven durch das im Verhältnis zum Fleisch größere Volumen des Sandes mehr verteilten. Bei diesem Stadium konnte nur bei Ansammlungen von Larven an der Dosenwand eine Erhöhung der Temperatur sicher auf die Tiere zurückgeführt werden. Durch den Boden der mit Fleisch gefüllten Plastikschälchen führten außerdem zwei Glasröhrchen, um die Sandtemperatur auch direkt unter der Schale messen zu können, wo sich die Tiere häufig nach dem Verlassen des Fleisches ansammelten.

Im Rahmen dieser Arbeit soll nur kurz als Beispiel die Abhängigkeit der maximalen Substrat-Temperatur vom Alter und von der Anzahl der Tiere bei der NZ und der AZ von L. cuprina wiedergegeben werden (Tab. 2.-2).(Eine ausführliche Darstellung der Ergebnisse ist geplant.)

Tab. 2.-2: Maximale Änderung der Substrat-Temperatur im Bereich der Larven von L. cuprina (NZ und AZ) in Abhängigkeit vom Alter und von der Anzahl der Larven

Entw.-stufe	NZ; 200 Tiere Temp.-änderung (°C)	NZ; 200 Tiere Alter (h)	AZ; 200 Tiere Temp.-änderung (°C)	AZ; 200 Tiere Alter (h)	AZ; 50 Tiere + Temp.-änderung (°C)	AZ; 50 Tiere + Alter (h)
Freß-larven:						
L1	± 0	10	+ 0,4	23	+ 0,4	20
					+ 0,4	30
					+ 0,4	44
L2	+ 0,4	15	+ 0,5	25	+ 0,8	57
	+ 0,8	21	+ 0,5	28	+ 1,5	60
					+ 1,6	70
L3	+ 2,0	30	+ 1,0	46	+ 0,7	76
	+ 2,5	38	+ 1,5	57	+ 0,3	92
	+ 2,6	43	+ 1,9	60		
	+ 2,6	60	+ 2,5	68		
Wan-der-lar-ven:	+ 0,4	65	+ 1,0	72	± 0	95
			+ 0,5	96	± 0	98
			± 0	116		

+ Anmerkung: bei einer Aufzucht mit 50 Tieren bestehen Abweichungen von der "normalen" Entwicklungsdauer der einzelnen Stadien; deshalb erfolgt keine Zuordnung zu einer bestimmten Entwicklungsstufe der Freßlarven.

Freßlarven:
Die festgestellten maximalen Temperaturen zeigen bei den jüngeren Larven keine oder nur eine geringfügige Erhöhung der Fleischtemperatur gegenüber einer deutlichen Zunahme bei den L2- und L3-Larven.

Diese Temperaturerhöhung dürfte v.a. durch Stoffwechselwärme und nur in ganz geringem Maße durch bakterielle Zersetzung entstehen (vergl. Deonier, 1940). So nimmt mit der Zunahme des Sauerstoffverbrauchs pro Individuum auch die Wärmeproduktion zu.

Bei den älteren Larven dürfte außerdem durch den Aufenthalt unter dem Fleisch die Wärmeabstrahlung an die Luft nicht so groß sein. Während sich die L1-Larven nur bei kleinen Rissen im Fleisch oder am Rand des Fleischschälchens etwas unterhalb der Fleischoberfläche befanden, bildeten v.a. bei der AZ die älteren Larven eine "Freßhöhle" mit einer gegenüber der NZ sehr kleinen Öffnung.

Die Abhängigkeit der Temperaturerhöhung von der Anzahl der Larven zeigt sich sehr auffallend, wenn nur 50 Larven vorhanden sind. Ihr höchster Wert liegt mit + 1,6°C deutlich unter dem von + 2,5°C der Aufzucht mit 200 Larven.

Bei einem Vergleich der NZ und der AZ ergibt sich, daß die 30°C-Aufzucht die höchsten Temperaturen eher erreicht, ohne daß sich diese anschließend weiter erhöhen. Bei beiden Aufzuchten findet sich aber am Ende der Freßlarvenentwicklung eine mit ca. 2,5°C gleich hohe Temperaturzunahme. Die Larven der AZ sind also nicht fähig, eine Temperatur aufzubauen, die der normalen Zuchttemperatur entspricht. Deonier (1940) und Cragg (1955) hatten auch bei Freilandversuchen festgestellt, daß nur bei größeren Kadavern mit einer wahrscheinlich hohen Populationsdichte eine deutliche Temperaturerhöhung möglich war.

Wanderlarven:
Die Abnahme der Sandtemperatur im Bereich der Larven entspricht einer Verringerung a) der Atmungsintensität (Meyer, 1971) und b)

der von Grosse (1973) festgestellten Aktivität der Wanderlarven.

Bei den Larven von Calliphoriden zeigt sich also mit +2,5°C eine deutliche Erhöhung der Substrattemperatur, die aber nur zu Zeiten der höchsten Stoffwechselaktivität erreicht wird. Die Differenz der Zuchttemperaturen bleibt bei den entsprechenden Larvenstadien ungefähr erhalten.

2.3. Entwicklungszeiten und ihre Korrelation zwischen den Arten

Wegen der v.a. bei den Larvenstadien unterschiedlichen Entwicklungszeiten mußten, um die Ergebnisse bei den drei untersuchten Arten in Abhängigkeit vom Alter vergleichen zu können, für eine Korrelation der zu untersuchenden Altersstufen die Häutungs- und Puparisierungstermine ermittelt werden (s. Tab. 2.-3).

Da die Bedeutung einiger Bezeichnungen je nach Autor sehr unterschiedlich ist, werden im folgenden die benutzten Begriffe definiert: Nach Hinton (1946, 1958, 1968) und Hinton und Mackerras (1970) bezeichnet 1. "Apolyse" das Ablösen des Epiderms von der alten Kutikula und stellt das Ende eines Stadiums dar, 2. "Ecdysis" (= Häutung) das Abstreifen der alten Kutikula und 3. das Attribut "pharate" das Stadium, bei dem die Apolyse erfolgt ist, aber noch nicht die Ecdysis. Demnach sind z.B. Larven vor der L1/L2-Häutung, bei denen man die Stigmata des folgenden Stadiums unter der L1-Kutikula erkennen kann, als pharate L2-Larven zu benennen.

Larven nach Abschluß der Freßlarvenperiode werden als "Wanderlarven" bezeichnet, ohne Abtrennung einer Ruhelarven- bzw. Praepuppen- (Vorpuppen)-Periode am Ende der Larvalentwicklung

Tab. 2.-3 Entwicklungszeiten der NZ und AZ der drei Arten

	Entwicklungszeiten[+] von				
	C. mac.		L. cup.		C. vic.
	NZ	AZ	NZ	AZ	NZ
1. Embryonalentwicklung[o] (± 1 h)	7h	15h	9h	14h	20h
2. Larvalentwicklung					
Ecdysis L1/L2 (± 2 h)	7h	28h	12h	24h	19h
Ecdysis L2/L3 (± 2 h)	26h	63h	28h	45h	45h
Ende der Freßlarvenentwicklung (± 5 h)	75h	125h	60	75h	95h
3. Puparisierung (± 5 h)	115h	175h	86h	130h	160h
4. Schlupf der Imagines[o] (± 1 d)	10d	13d	10d	13d	18d
Eiablage möglich nach[*]	6d	-	4d	-	8d

Anmerkung: + Angabe der Entwicklungszeiten vom Eischlupf gerechnet, sofern nicht anders vermerkt

o Angabe nach der Eiablage gerechnet

* Angabe vom Schlupf der Adulten gerechnet.

Die "Puparisierung", d.h. die Ausbildung des Puparium (Becker, 1941; Fraenkel und Bhaskaran, 1975), beginnt nach Zdarek und Fraenkel (1972) mit der Immobilisierung der Larve (weiße Puppe) und endet mit der Ausfärbung. Die Verwendung des Begriffes "Verpuppung" sollte nur für die Larven/Puppen-Apolyse erfolgen, die relativ kurz nach der Puparisierung beginnt, kann jedoch auch noch die Puparisierung umfassen, wenn eine klare Abtrennung beider Vorgänge keine Bedeutung für die Aussage besitzt. Der Ausdruck "Puppe" bezeichnet in dieser Arbeit das Stadium vom Zeitpunkt der Puparisierung bis zum Schlupf der Imago, umfaßt also die unbewegliche Larve (weiße Puppe), die nach der Larven/Puppen-Apolyse entstehende pharate Puppe und nach der Puppen/Adult-Apolyse das pharate Adult-Stadium.

Vom Zeitpunkt des Schlupfes aus dem Puparium erfolgt die Benennung als "Imago" oder "Adulte", wobei aber der letzte Begriff hierbei ohne das Attribut nicht das pharate Adult-Stadium einbezieht. Ei-, Larven- und das gesamte Puppenstadium werden im Gegensatz zu anderen Autoren, bei denen die Imaginalentwicklung mit dem pharaten Puppen-Stadium beginnt, als Präimaginalentwicklung zusammengefaßt.

Bei den in Tab. 2.-3 aufgeführten Entwicklungszeiten fällt auf, daß die Dauer der einzelnen Stadien z.T. recht unterschiedlich ist. So besitzt C. macellaria gegenüber L. cuprina ein viel längerdauerndes L3-Stadium, aber eine schnellere Entwicklung der Puppe, so daß beide Arten bei beiden Aufzuchttemperaturen ungefähr die gleiche Zeit für die Präimaginalentwicklung benötigen. Das Verhältnis der Larven/Puppendauer von L. cuprina gilt nach Abb. 2.-1 auch ungefähr für C. vicina. Ebenfalls ist darin der unterschiedliche Einfluß der tieferen Temperatur auf die einzelnen Entwicklungsstadien der beiden AZ ersichtlich. Bei den ersten Stadien ist diese Verzögerung - v.a. bei dem L1-Stadium von C. macellaria - sehr stark.

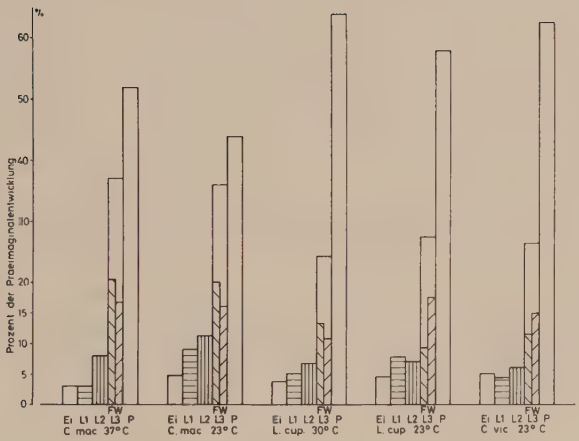


Abb. 2.-1: Entwicklungszeiten der 3 Arten (NZ und AZ) in Prozent der Präimaginalentwicklung (L1, L2 und L3 bezeichnen die drei Larvenstadien, F die L3-Freßlarven, W die Wanderlarven - wobei F und W zusammen das gesamte L3-Stadium bilden - und P die Puppen)

Ein Vergleich der Entwicklungsdauer (in h) von NZ und AZ (Quotient AZ/NZ) ergibt für C. macellaria bzw. L. cuprina folgende Werte: Eientwicklung: 2,1 bzw. 1,6; L1: 4,0 bzw. 2,0; L2: 1,8 bzw. 1,4; L3: 1,3 bzw. 1,4 und Puppen: 1,1 bzw. 1,2. Dies zeigt ebenfalls, daß die Akklimatisation an die tiefere Temperatur bei L. cuprina mit z.B. einer doppelt so langen L1-Entwicklungsdauer gegenüber einer 4-fachen Verzögerung bei C. macellaria viel rascher erfolgt. Die Akklimatisation ist bis zur Puparisierung fast abgeschlossen. So benötigen die Puppen von C. macellaria nur 12 h, die von L. cuprina nur 28 h länger für ihre Entwicklung.

Ausgehend von den Häutungs- und Verpuppungsterminen konnte eine

annähernde Korrelation der einzelnen larvalen Entwicklungsstadien durchgeführt werden (Tab. 2.-4), so daß sich die Larven eines Versuchs-Stadiums (z.B. Stadium I) bei den NZ und den AZ immer eine prozentual gleich lange Zeit in dem jeweiligen Larvenstadium entwickeln konnten.

Tab. 2.-4: Korrelation der Entwicklungsstadien der 3 Arten

Stadium	entspricht entw.-mäßig	Altersangabe in h für C. macellaria NZ	C. macellaria AZ	L. cuprina NZ	L. cuprina AZ	C. vicina NZ
I	junge L2-Larve	10	34	15	28	23
II	junge L3-Larve	30	68	32	48	50
III	ältere L3-Larve	50	93	44	68	76
IV	junge Wanderlarve	80	131	64	82	115
V	ältere Wanderlarve	100	156	76	125	140

Vor den einzelnen Versuchsblöcken wurden die Entwicklungszeiten überprüft. Veränderungen ergaben geringe Verschiebungen beim Alter des betroffenen Stadiums.

3. Das Verhalten unterschiedlich adaptierter und akklimatisierter Calliphoriden im Temperaturgradienten während der Larvalentwicklung

3.1. Einleitung

Ectotherme Organismen besitzen im Gegensatz zu den endothermen nicht oder zumindest nur im beschränkten Umfang die Fähigkeit, ihre Körpertemperatur auf einem bestimmten, von der Außentemperatur unabhängigen Niveau zu halten. Bei ihnen haben sich Verhaltensweisen ausgebildet, die sie veranlassen, einen Bereich mit der für sie optimalen Temperatur aufzusuchen bzw. darin zu verbleiben.

Eine weitere wichtige Aufgabe des Temperatursinnes besteht darin, Bereiche mit schädlichen hohen oder tiefen Temperaturen zu meiden. Bei einigen Insekten ist die Perzeption eines Temperaturunterschiedes notwendig für die Brutfürsorge - v.a. bei sozialen Insekten (vergl. Gößwald, 1941; Meyerhoff, 1953) - oder bei Ektoparasiten von Homoithermen für die Nahrungssuche (vergl. Martini und Teubner, 1933; Wigglesworth, 1941; Herter, 1942, 1951; Dogba, 1971; Rietschel, 1975).

Die Temperatur, welche die Tiere in einem Temperaturgradienten aufsuchen (und bei der sie häufig zur Ruhe kommen), wird im folgenden nach Thomsen und Thomsen (1937) als Thermopräferendum (TP) bezeichnet.

Schon früh wurde v.a. bei Insekten versucht, durch Bestimmungen des TP eine Erklärung für das Auftreten der betreffenden Art zu erhalten (Graber, 1887; Herter, 1923 a, b, 1924, 1925 a; Bodenheimer, 1931, 1932) (in letzter Zeit erfolgten auch häufiger TP-Untersuchungen an Vertebraten, z.B. Schmeing-Engberding, 1953; Maurus, 1958; Kramer, 1968; Beamish, 1970; Eedy und Ogivie, 1970; Silcock und Parsons, 1973). Bei cyclorrhaphen Dipteren wurde fast nur das TP adulter Tiere bestimmt (Lodge, 1918; Nieschulz, 1933, 1934, 1935; Nieschulz und du Toit, 1933; Herter, 1934; Zwicky, 1949; Malan und Giliomee, 1969), wobei uns nur von Schulze (1959) und Nuorteva (1965) Arbeiten an Cal-

liphoriden bekannt sind. Abgesehen von wenigen Bestimmungen bei Handschin (1933), Hafez (1950), Kalmus (1950), Herter (1951) und Nogge (1969) ist nur von Thomsen und Thomsen (1937) das TP von Fliegenlarven (Musciden) bei mehreren Arten in Abhängigkeit vom Alter untersucht worden. Hierbei ergab sich sowohl bei den TP der jeweiligen Art als auch der einzelnen Larvenstadien eine gute Korrelation mit Freilandbeobachtungen. Unberücksichtigt blieb der Einfluß der Akklimatisation, obwohl schon früh ein Anstieg des TP nach einer Erhöhung der Zuchttemperatur festgestellt wurde (z.B. Herter, 1932, 1941; Chapman, 1955; Agrell, 1947). Falconer (1945) und Aboul-Nasr und Erakey (1967) fanden hingegen keine Abhängigkeit.

Bei den wenigen Messungen des Mikroklimas im Freiland im Bereich von Calliphoridenlarven wurden in keinem Fall mögliche Artunterschiede aufgeführt. Die nur aus den notwendig verschiedenen Zuchttemperaturen geschlossene unterschiedliche Adaptation von C. macellaria, L. cuprina und C. vicina soll deshalb durch die Bestimmung der TP belegt werden. Hierbei ist der mögliche Einfluß der Entwicklung und der Akklimatisation zu berücksichtigen.

3.2. Methode

Bei Versuchen zur Bestimmung des TP wird entweder den Tieren die Möglichkeit zur Wahl zwischen zwei Temperaturen gegeben, oder sie können sich in einer "Temperaturorgel" (TO), d.h. einem Gerät mit einem Temperaturgradienten, orientieren (Zusammenfassung der Literatur zum Aufbau von Temperaturorgeln s. Herter, 1934, 1953; Deal, 1941; Coenen-Staß, 1975).

3.2.1. Aufbau der Temperaturorgel

Für alle Versuche wurde eine ringförmige, nur in wenigen Punkten veränderte TO nach Kneitz (1966) benutzt, die in ihren Grundzügen der TO von Krüger (1951) entspricht. Bei unserer TO waren die Seitenwände des Laufganges mit der Laufbahn in einem Stück gegossen worden (s.a. Abb. 3.2.-2). Kühlung und Heizung liegen ebenfalls an gegenüberliegenden Punkten in bzw. unter der Laufbahn. Zur Kühlung wurde ein Ultrakryostat der Firma Lauda (UK 40 DW; Ausführungsform 1967; Temperaturwählbereich: -44°C bis +40°C im Kühlbad) angeschlossen. Die Heizung erfolgte mit Hilfe einer Heizplatte (420 W Kochplatte; Ø 8 cm), deren Leistung über einen Ringstelltransformator (550 W) regulierbar war.

Die Thermometer befanden sich nicht in der Laufbahn (Messung der Bodentemperatur), sondern führten wie bei der Kneitz'schen TO durch den Deckel (in Abb. 3.2.-2 schraffiert; Bohrungen im Abstand von 30° (Winkelgrad)). Hiermit erfolgte meistens die

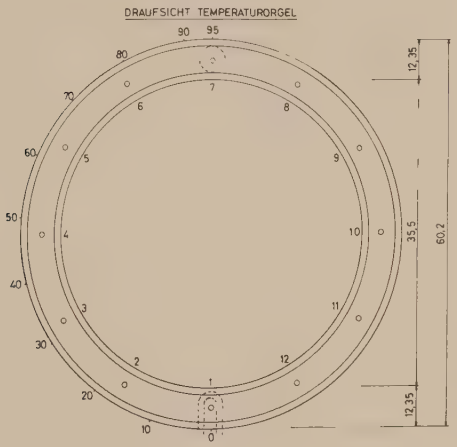


Abb. 3.2.-1: Draufsicht Temperaturorgel
(unten Kühlung; oben Heizung)

Messung der Boden/Substrattemperatur: Der Bulbus der Thermometer war jeweils vom Substrat umgeben und berührte mit der Spitze den Laufgang (Ausnahmen werden bei den betreffenden Versuchen aufgeführt). An der Außenwand des Laufganges befindet sich eine 2 x 95-teilige Strichmarkierung (s.a. Abb. 3.2.-1) (Abstand der einzelnen Markierungen also fast 1,9°C ≙ 1 cm). Der Deckel wurde bei allen Versuchen so aufgesetzt, daß die Positionen der Thermometer - bezogen auf die Markierungen - immer gleich waren (s.a. Abb. 3.2.-1; Nr. der Thermometer innerhalb der TO angegeben). Die benutzten Thermometer (Meßbereich -10°C bis +50°C; Teilung 1/10°C) haben eine Fühlerlänge von 100 mm, so daß sich die gesamte Meßskala oberhalb des Deckels befindet. Die Abweichung der einzelnen Thermometer wurde nach einer Über-

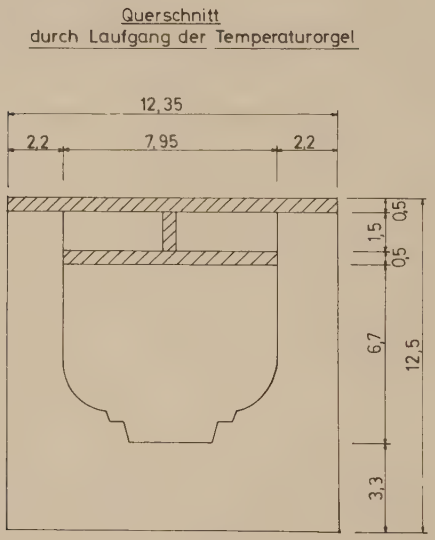


Abb. 3.2.-2: Querschnitt durch den Laufgang der Temperaturorgel

prüfung mit einem geeichten Thermometer (Teilung 1/20°C) korrigiert.

3.2.2. Variationen der Versuchsdurchführung

I. Versuche ohne Substrat:

Fast immer wird bei TP-Bestimmungen der Aufenthaltsort markierter Tiere in der TO verfolgt. Wegen der feuchten Kuticula der Larven ist eine individuelle Markierung aber nicht ohne weiteres möglich. Daneben erschweren die geringe Größe - vor allem der jungen Larven - und die Aktivität der Tiere ein schnelles Zählen. Besonders schwierig ist es, zu vermeiden, daß sich neben dem Temperaturgradienten ein Feuchtigkeitsgradient ausbildet. Die Larven benötigen aber nach Evans (1935) eine Mindestfeuchtigkeit.

Die Versuche ohne Substrat erfolgten in einem durchsichtigen Kunststoffschlauch (Ø 2 cm), der etwas physiologische Lösung enthielt und der mit den Tieren auf die Laufbahn der TO gelegt wurde. Durch Drehen des Schlauches konnte festgestellt werden, ob die Larven wieder in einen bestimmten Temperaturbereich zurückwanderten. Die Quecksilbergefäße der Thermometer berührten den Schlauch an der Oberseite (Schlauch/Luft-Temperatur). Die Temperatur im Innern des Schlauches konnte somit nicht genau festgestellt werden.

Versuchsdurchführung:

Die TO wurde ungefähr 3 Stunden, bevor der Schlauch mit höchstens 30 Tieren auf die Laufbahn gelegt wurde, angestellt. 1/2h später erfolgte die erste Ablesung. Hierbei waren die 2 Gradienten der TO mit Hilfe der Markierungen an der Außenwand in je 19 Beobachtungsbereiche eingeteilt. Veränderte sich die Verteilung der Larven nur noch geringfügig, so wurde der Schlauch gedreht.

Die Versuche mit Freßlarven mußten wegen der geringen Größe der Tiere im Hellen durchgeführt werden. Bei den Wanderlarven

wurde nur während der Ablesungen gedämpftes Licht verwendet. Es erwies sich bei den Versuchen als sehr schwierig, die beiden Enden des Schlauches wasserdicht, durchsichtig und ohne Zwischenraum so zu verbinden, daß Flüssigkeitsverluste oder thigmotaktische Reaktionen der Tiere verhindert werden konnten.

II. Versuche mit Substrat:

Freßlarven:

Wegen der schlechten Reproduzierbarkeit der Untersuchungen ohne Substrat wurde versucht, weitere Faktoren, nach denen sich die Tiere eventuell orientiert hatten, - u.a. die Feuchtigkeit - durch Verwendung eines Aufenthaltsmediums auszuschalten. Ähnliche Versuche haben Handschin (1933) Thomsen und Thomsen (1937) mit Larven von Musca domestica und drei Stomoxydinen durchgeführt. Sie benutzten das natürliche Substrat: Mist. Für die Calliphoriden bot sich entsprechend den Aufzuchtbedingungen (s. a. Kap. 2.2.) Pferde- bzw. Rindermett an, das in einer Stärke von 1 - 1,5 cm an die Innenkante der Laufbahn gelegt wurde.

Neben einer Anfeuchtung des Substrates mit physiologischer Lösung nach Ephrussi und Beadle (1953) sollten zuerst Schalen mit nassem Filterpapier die Luftfeuchtigkeit erhöhen, was aber nicht ausreichte, eine Austrocknung des Fleisches am heißen Pol zu verhindern. Außerdem entstanden durch Kondenswasser-Niederschlag neben dem Fleisch auf der Laufbahn der TO trockene und feuchte Zonen, in deren Grenzbereich sich die Larven aufhielten. Die Lage dieser Grenzbereiche wies in einem Fall, als die TO nicht waagerecht stand, eine Differenz von bis zu 4 Versuchsbereichen ($\triangleq$ 4-5°C) auf. Zwar wurde bei den Maxima der Verteilungen der Tiere nur ein Unterschied von 1°C festgestellt (im Streubereich der Präferenda der anderen Versuche), aber bei einem weiteren Versuch mit C. macellaria NZ (Stadium I) betrug die Differenz fast 2°C. Deshalb wurde zum Rückfluß des am kalten Pol kondensierenden Wassers dieser Pol überhöht, so daß zum heißen Pol eine Neigung von ca. 1 bzw. 2,5°C (Winkelgrad) entstand. Die Verwendung eines Deckels, bei dem senkrecht stehende Platten fast

bis zum Fleisch herabreichten (s. Thomsen und Thomsen, 1937), verkürzte zwar den Zirkulationsweg des Kondenswassers, schien aber das TP leicht zu beeinflussen. Die bei allen Versuchen jeweils gleiche Menge von physiologischer Lösung reichte aus, um auch den restlichen Teil der Laufbahn neben dem Fleisch mit etwas Lösung zu bedecken.

Während Thomsen und Thomsen (1937) die Larven gleichmäßig über die ganze Oberfläche des Substrates verteilten, anschließend die TO einschalteten und nach 3 Stunden den Aufenthaltsort feststellten, zeigten Vorversuche, daß sich bei den untersuchten Arten sofort Gruppen bildeten, die nach 3 h gar nicht bzw. kaum abgewandert waren. Um nicht zufällige Gruppenbildungen am Rand des TP-Bereiches auftreten zu lassen, die auch bei längerer Versuchsdauer nicht abwanderten, erfolgte das Aussetzen aller Larven eines Versuches an einer Stelle, wobei Versuchszeit und Gradient variiert wurden.

Wanderlarven:

Die Wanderlarven bevorzugen bei der Aufzucht schwach-feuchten Sand. Um aber im gesamten Temperaturbereich eine gleichmäßige Feuchtigkeit ohne Ausbildung eines Feuchtigkeitsgradienten zu erreichen, wurde die Sandschicht (zuerst ca. 1,5 cm stark) so angefeuchtet, daß sich der Wasserspiegel knapp unter der Sandoberfläche befand. Dies veranlaßte die Wanderlarven, sich an der Wand der TO oder zwischen beiden Ringen des Deckels aufzuhalten, wo eine Messung der Temperatur sehr schwierig gewesen wäre. Da sie außerdem versuchten, aus der TO zu entweichen, wurde diese fast ganz mit Sand gefüllt, der untere Ring des Deckels abgeschraubt und der obere fest angepreßt. Hierbei befanden sich die Quecksilbergefäße der Thermometer in der obersten Sandschicht. Es wurde also nur die Substrattemperatur gemessen. Der senkrechte Temperaturgradient im Sand brauchte nicht berücksichtigt zu werden, weil sich die Tiere nur in der obersten Schicht aufhielten. Tiere an der Wand der TO oder am Deckel wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt.

TP-Bestimmungen mit Wanderlarven erfolgten nur bei den NZ.

Versuchsdurchführung:

Für die Ausbildung des Temperaturgradienten in der TO selbst wurden ca. 4h gerechnet. Das Substrat wurde 1/2 bis 1h - bei viel Sand 1 bis 1 1/2h - vor Versuchsbeginn in die TO eingegeben. Die Tiere wurden kurz vor Versuchsbeginn vom Fleisch bzw. Sand genommen. Bei den Versuchen, bei denen das TP der sich verpuppenden Wanderlarven festgestellt werden sollte, war ein Teil der Aufzucht meistens schon verpuppt. Das Aussetzen der Tiere erfolgte entweder in einer Gruppe direkt am heißen oder kalten Pol oder in 2 etwa gleich starken Gruppen auf jeder Seite des Pols, um eine bessere Verteilung auf beide Gradienten zu erhalten. Die Differenz zwischen der Temperatur am Eingabeort und der des wahrscheinlichen Vorzugsbereiches sollte möglichst groß sein, um eine stärkere Abwanderung zu erreichen. Sie darf aber nicht so groß sein, daß Schädigungen auftreten können (s. L. cuprina NZ Stadium I).

Alle Versuche wurden wegen der Photosensitivität der Larven (vergl. Green, 1951) im Dunkeln durchgeführt. Kontrollen und Thermometerablesungen erfolgten bei schwachem Rotlicht.

Die Versuchsdauer betrug bei den Bestimmungen zur Feststellung der bevorzugten Verpuppungstemperatur maximal 78 h, bei den anderen Versuchen meistens 6-8 h. Nach dieser Zeit erfolgten nur noch geringfügige Lageveränderungen der Ansammlungen von Tieren.

Bei den Substratversuchen wurden die Bereiche zwischen 2 Thermometern in jeweils 2 gleich große Versuchsbereiche unterteilt. Nach Abschluß des Versuches erfolgte die Abtrennung der so entstandenen 24 Versuchsbereiche (jeder Gradient 12) durch 24 Querwände, die mit Hilfe eines Rahmens in die offene TO gedrückt wurden. Aus den einzelnen Versuchsbereichen wurde das Substrat mit den Tieren jeweils in eine Plastikdose übertragen. Vor dem Auszählen konnten sich die jüngeren Larven noch ein wenig weiterentwickeln, um das Wiederfinden zu erleichtern. Hierdurch entstand ein Verlust von ca. 10%.

Bei den Substratversuchen konnte also im Gegensatz zu den

Schlauchversuchen nur die Verteilung der Tiere zu einem bestimmten Zeitpunkt festgestellt werden.

3.2.3. Auswertung der Versuche

Versuche ohne Substrat:

Mit Hilfe einer Kurve des Temperaturanstieges eines Gradienten (Temperatur gegen Skaleneinteilung aufgetragen) wurden die 19 Beobachtungsbereiche des betreffenden Gradienten den 19 Temperaturbereichen (s. Kap. 3.2.2. I) zugeordnet. Da aber bei beiden Gradienten bei einer Ablesung geringe Unterschiede und bei längerer Versuchsdauer kleinere Temperaturschwankungen auftraten und außerdem die Gradienten der einzelnen Versuche nicht immer gleich waren, konnten die Verteilungen der Tiere in den Temperaturbereichen nicht direkt mit Hilfe der von Herter (1923 a, b) zur Auswertung vorgeschlagenen Punktediagramme oder Frequenzkurven verglichen werden. Deshalb wurden die Tiere der einzelnen Temperaturbereiche Temperaturklassen von 2°C zugeordnet, unter der Voraussetzung, daß sie im Beobachtungsbereich gleichmäßig verteilt waren. Diese Voraussetzung dürfte nur einen geringen Fehler bewirken, da die Larven kaum zur Ruhe kamen. Die Verteilung der Tiere auf die Temperaturklassen wurde bei den einzelnen Ablesungen zur leichteren Auswertung graphisch als Säulendiagramm dargestellt.

Versuche mit Substrat:

Jeder Versuch bestand durch die 2 Gradienten der TO mit je 12 Versuchsbereichen (jeweils 2 Bereiche zwischen 2 Thermometern) aus 2 Versuchsteilen (bzw. Verteilungen), deren Auswertung getrennt erfolgte. Ein Versuchsteil wurde nur dann berücksichtigt, wenn sich mehr als 20 Tiere im Gradienten orientiert hatten.

War der Temperatur-Gradient so ungünstig gewählt worden, daß die Tiere sich nur 1 bis 2 Bereiche vom Eingabeort weg angesammelt hatten, so erfolgte ebenfalls keine weitere Auswertung. Klar abgegrenzte kleinere Gruppen, die nicht vom Eingabeort abgewandert waren, wurden ebenfalls nicht berücksichtigt.

Der Vergleich einzelner Versuche von jeweils einer Altersstufe erfolgte in graphischer Form als Kurve, deren einzelne Punkte die mittlere Temperatur des jeweiligen Versuchsbereiches in Beziehung zur Anzahl der dort gefundenen Tiere darstellten. Die 2 Teile eines Versuches wurden mit der gleichen geometrischen Figur gekennzeichnet, der eine Gradient mit einer unausgefüllten und der andere mit einer ausgefüllten Figur. Führt von einem Symbol keine Verbindungslinie zur Abszisse, so stellt dieses Symbol die Anzahl der Tiere in einem der Bereiche dar, die an den heißen oder kalten Pol angrenzen. Diese Art der Darstellung erfolgte v.a. bei den Wanderlarven, bei denen nicht so viele Versuche wie bei den Freßlarven durchgeführt worden waren.

Bei den Freßlarven erfolgte wegen der Vielzahl von Versuchen die Auswertung mit Hilfe eines Rechenprogramms am Rechenzentrum der Universität Bonn. Da hierbei ein x^2-Test zur Prüfung der Versuche bzw. Versuchsgruppen auf Homogenität noch zu komplettieren ist, soll die endgültige statistische Auswertung einer späteren Publikation vorbehalten bleiben. Mit Hilfe des Programms konnten neben der Auswertung der einzelnen Versuchsteile diejenigen Gruppen zusammengefaßt werden, bei denen der gleiche - evtl. das TP beeinflussende - Faktor vorlag, z.B. gleicher Eingabeort von einer Altersstufe oder gleiche Altersstufe von einer Art.

A.) Alle Versuchsteile wurden - ausgehend von den 7 am Ende des Versuches abgelesenen Temperaturen und der Anzahl der Tiere in den 12 Versuchsbereichen - in folgender Weise ausgewertet:

1. Ausrechnung der Temperaturgrenzen der 12 Versuchsbereiche (jeweils 2 Bereiche zwischen 2 Thermometern);
2. Zuordnung der Anzahl der Tiere aus den Versuchsbereichen zu Temperaturklassen von 0,5 oder $1^{\circ}C$ Umfang (bei $1^{\circ}C$-Klassen

war dies möglich zwischen a) vollen Grad Celsius, z.B. 15,0° bis 16,0°C, usw., oder b) zwischen halben Grad Celsius, z.B. 13,5 bis 14,5°C usw.). (Gegenüber den Versuchen mit Substrat konnte hierbei die Zuordnung zu 0,5°C-Klassen noch erfolgen, weil die Temperaturgradienten meistens so gewählt waren, daß die Differenz der Temperaturen zweier aufeinanderfolgender Thermometer maximal 2°C betrug. Eine 0,5°C-Klasse entsprach also einem halben Versuchsbereich. Die Voraussetzung, daß die Tiere im Versuchsbereich gleichmäßig verteilt waren, dürfte wegen des geringen Umfangs dieser Bereiche nur einen minimalen Fehler bewirken.);

3. Ausrechnung der prozentualen Verteilung auf die einzelnen Klassen (aus der Anzahl der Tiere pro Klasse und der Gesamtzahl eines Versuchsteils).

B.) Aus allen Versuchen einer Gruppe, z.B. eines Eingabeortes oder einer Altersstufe, wurden ausgerechnet und ausgedruckt:

1. die Klassengrenzen (der 0,5°C- oder einer der beiden 1°C-Klassen) und unter der entsprechenden Klasse:

   a) Mittelwert und Standardabweichung der Anzahl der Tiere (aus der Anzahl der Tiere der einzelnen Versuche in der jeweiligen Klasse berechnet; s.o.: A2.);

   b) Mittelwert und Standardabweichung der prozentualen Verteilungen (aus A3.);

   c) Gesamtanzahl der Tiere in den einzelnen Klassen (aus A2.);

   d) prozentuale Verteilung (aus der Gesamtanzahl (B.1.c) berechnet);

2. höchster und niedrigster Wert der Temperaturgradienten einer Gruppe;

3. Aufenthaltsbereich der Larven, d.h. höchste bzw. niedrigste Temperatur der Versuchsbereiche, in denen sich Larven aufhielten;

4. Klassengrenzen mit a) der Verteilung der Anzahl (s.o.:A2.) oder b) der prozentualen Verteilung (A3.) der einzelnen Ver-

suche einer Gruppe: unter einer Klasse wurde also untereinander z.B. die Anzahl der Tiere in dieser Klasse von allen Versuchen einer Gruppe gedruckt. Neben der oben aufgeführten graphischen Auswertung für die Versuchsbereiche war so auch ein direkter Vergleich der Verteilungen der einzelnen Versuche auf die Versuchsklassen möglich.

Von diesen für Vergleiche zur Verfügung stehenden Daten wurden die Mittelwerte der prozentualen Verteilungen (s.o.: B1.b)) graphisch dargestellt, und zwar in Form von Säulendiagrammen (Treppenkurven) mit 1°C-Klassen (zur besseren Übersicht). Um den Einfluß des Eingabeortes vergleichen zu können, wurden bei den linken Zeichnungen (z.B. Abb. 3.3.-1a,b,c) die Mittelwerte der Versuche mit einer Eingabe am heißen bzw. kalten Pol von den 3 Stadien (I,II,III) der Freßlarven einer Art berücksichtigt. Erfolgte die Eingabe am heißen Pol, so wurde die Säule durch eine senkrechte Gerade markiert. (Ein in solch einer Säule befindlicher waagerechter Balken zeigt also den entsprechenden Wert für diejenigen Versuche an, deren Eingabe am kalten Pol erfolgt war; bei einer freien Säule über einer senkrecht geteilten lag der Wert für die Eingabe am kalten Pol entsprechend höher.) Die rechten Zeichnungen (z.B. 3.3.-1a', b', c') stellen die Zusammenfassung beider Eingabeorte dar.

Durch die untereinander angeordneten Darstellungen der drei Freßlarvenstadien (bei übereinstimmender Temperaturskala) kann der Einfluß des Alters auf die Verteilung im Temperaturgradienten gut verfolgt werden.

In Übereinstimmung mit Nieschulz (1933)u.a. erfolgt keine Angabe einer bestimmten TP-Temperatur, sondern das TP wird als Bereich aufgefaßt. Dies wird durch die Angabe der Temperaturbereiche, in denen mindestens 50% bzw. 75% der prozentualen Verteilung liegen, berücksichtigt, wobei bei unseren Versuchen der Bereich mit über 50% der Tiere als TP bezeichnet wird. Zu seiner Berechnung wurden, ausgehend vom Maximum bzw. - bei einem breiten Temperaturbereich mit fast gleich starken Ansammlungen von

Tieren - vom Wert der mittleren Klasse, die Werte der jeweils benachbarten Bereiche addiert, bis die Summe über 50% bzw. 75% lag. Reichte bei der Addition zu der schon gebildeten Summe oder zu dem ersten Wert bereits der Prozentwert eines benachbarten Bereiches aus, so erfolgte nur die des Bereiches mit dem größeren Wert. (Die wenigen Fälle sind aber durch die sich anschließende Angabe der 2. Möglichkeit, d.h. der Addition des Bereiches mit dem kleineren Wert, gekennzeichnet.)

Zur Beurteilung der Orientierungsmöglichkeit der Larven wurden in den Tabellen, die zu den Säulendiagrammen gehören, weitere Daten angegeben. Aufgeführt sind hierbei neben der größten bzw. kleinsten Anzahl von Tieren der Versuche einer Altersstufe die Grenztemperaturen der Temperaturgradienten einer Gruppe und die höchsten bzw. tiefsten Temperaturen der Versuchsbereiche, in denen sich Tiere aufhielten. Gegenüber der graphischen Darstellung erfolgte für die Angabe der 50%- und 75%-Bereiche und der in den Tabellen angegebenen Werte die Auswertung in 0,5°C-Klassen.

3.3. Die Thermopräferenda der einzelnen Entwicklungsstadien

3.3.1. Callitroga macellaria (37/30°C; NZ)

Versuche ohne Substrat:

1.)Stadium I (10 h): 4 Versuche

Bei allen Versuchen beeinflußte die Verbindungsstelle der Schlauchenden den Aufenthaltsort der Tiere sehr stark. Sie blieben auch noch in der Nähe dieser Nahtstelle, wenn diese etwas in den kühleren Bereich gedreht wurde. Dagegen veranlaßte eine

Drehung zum heißen Pol hin eine Abwanderung in Bereiche zwischen 20 und 30°C, gemessen auf der Oberseite des Schlauches, was einer wesentlich höheren Temperatur im Schlauch entsprechen dürfte. Bei allen Versuchen fanden sich bei den 10 h-Larven solche Häufungen in bestimmten Temperaturbereichen des Schlauches, die aber nach einer Drehung des Schlauches nur annähernd wieder aufgesucht wurden. Hierbei könnten neben der Temperatur andere Faktoren die Orientierung der Larven beeinflußt haben (s. Diskussion).

2.)Verpuppung:

Diese Versuche, die reproduzierbare Ergebnisse zeigten, werden bei den entsprechenden Substratversuchen behandelt.

Versuche mit Substrat:

Tab. 3.3.-1: Daten zu den Versuchen der Abb. 3.3.-1

Stadium	Temperatur-gradient (°C)	Aufenthalts-bereich (°C)+	Anzahl Tiere pro Versuch
I	25,5-52,0	30,6 - 45,1	22 - 138
II	23,5-49,0	26,5 - 47,2	29 - 179
III	19,0-49,3	(19,0)- 46,2	26 - 94

+ Anmerkung: ( ): Grenztemperatur der Gradienten

1.)Stadium I (10 h): 13 Versuche mit 23 auswertbaren Verteilungen

Bei der Versuchsdurchführung fiel bei diesem Stadium immer wieder eine starke Ansammlung der Larven in nur einem Versuchsbereich auf. Außerhalb der Häufung fanden sich nur sehr wenige Tiere, bei einer Eingabe am heißen Pol meistens nur 2 bis 3 in einzelnen benachbarten Bereichen. Dies spiegelt sich auch wider in einem eng begrenzten Aufenthaltsbereich, der nur 14,5°C umfaßt (s. Tab. 3.3.-1). Der Einfluß der Eingabeorte auf die Verteilung ist nur gering. Sowohl bei einer Eingabe am heißen als auch am kalten Pol (Abb. 3.3.-1a) liegt das Maximum

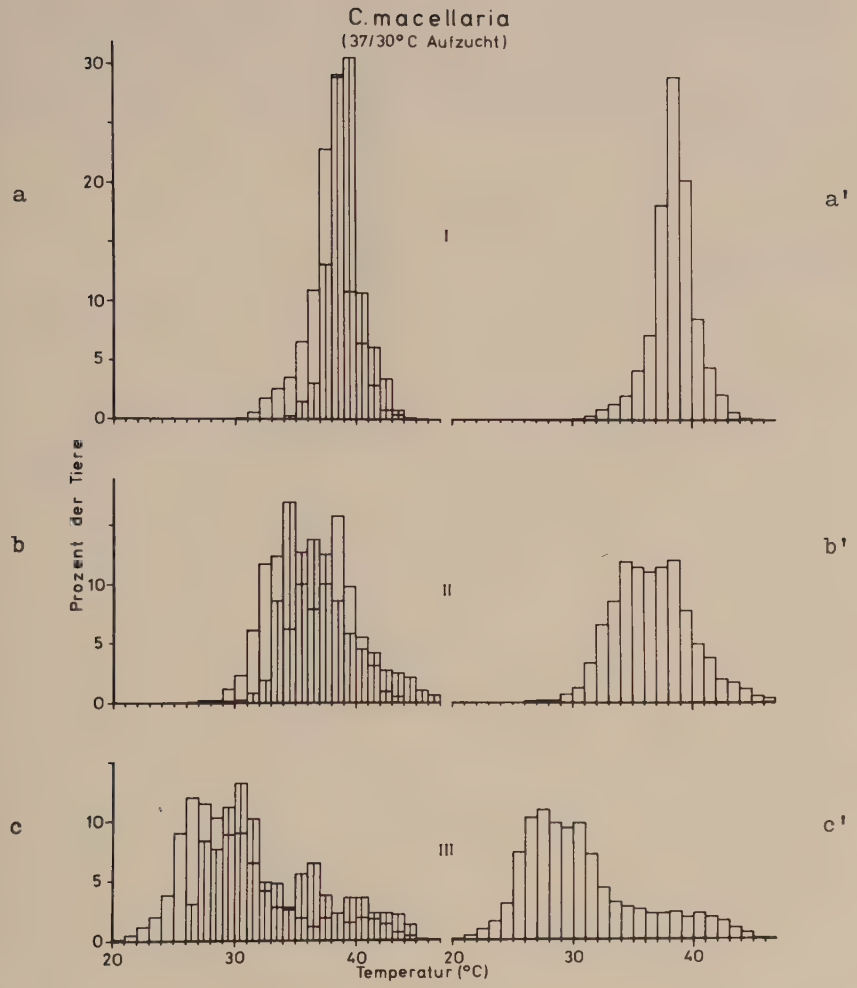


Abb. 3.3.1: Prozentuale Verteilung (Mittelwerte der Versuche) der Freßlarven von C. macellaria NZ auf 1°C-Klassen (linke Säulendiagramme: Zusammenfassungen der Versuche bei Eingabe am heißen Pol ▮ bzw. kalten Pol □ für die Stadien I (a) bzw. II (b) bzw. III (c); rechte Säulendiagramme: Zusammenfassungen aller Versuche der Stadien I (a') bzw. II (b') bzw. III (c')).

im Bereich von 38 bis 39°C, wobei sich die Larven bei einer Eingabe am heißen Pol etwas näher zu diesem Pol angesammelt hatten. Bei der Zusammenfassung aller Versuche (Abb. 3.3.-1a') bilden die Säulen fast eine Normalverteilung mit einem sehr engen Häufungsbereich: über 50% der prozentualen Verteilungen liegen in einem 2°C Bereich.

50%-Bereich: 37,5 bis 39,5°C (TP)
75%-Bereich: 36,5 bis 40,5°C

2.)Stadium II (3o h): 15 Versuche mit 17 auswertbaren Verteilungen

Zwar ergab sich auch bei diesen Versuchen eine Ansammlung der Larven in meist nur einem Versuchsbereich. Bei einem Vergleich der einzelnen Versuche suchten die Larven aber keinen so eng begrenzten Temperaturbereich auf und zeigten auch einen breiteren Aufenthaltsbereich, der 20,7°C umfaßt (26,5 bis 47,2°C). Dies ergibt bei der Zusammenfassung aller Versuche (Abb. 3.3.-1b') keinen so eng begrenzten bevorzugten Bereich wie beim Stadium I. Aus Abb. 3.3.-1b ist ersichtlich, daß die breitere Verteilung nicht durch nebeneinanderliegende Maxima der prozentualen Verteilungen der beiden Eingabeorte hervorgerufen wird. Sowohl bei einer Eingabe am heißen Pol als auch am kühlen Pol liegt ein breiter, bevorzugter Bereich vor, wobei sich bei der Eingabe am heißen Pol sogar der höchste Wert im kühleren Bereich befindet und umgekehrt. Insgesamt zeigt sich eine etwas stärkere Abgrenzung zum kalten Pol, auch bei Versuchen, bei denen die Eingabe der Tiere dort erfolgte.

50%-Bereich: 34,5 bis 39,0°C (34,0 bis 38,5°C) (TP)
75%-Bereich: 32,5 bis 40,0°C (33,0 bis 40,5°C)

3.)Stadium III (5o h): 17 Versuche mit 21 auswertbaren Verteilungen

Die Durchführung der Versuche dieses Stadiums erwies sich als

sehr schwierig. Fast immer fand sich schon kurz nach Versuchsbeginn ein großer Teil der Larven am Deckel oder im oberen Wandbereich der TO. Diese Tiere wurden vor dem Einsetzen der Querwände schnell entfernt und bei der Auswertung nicht berücksichtigt. Da der Prozentsatz dieser Larven je nach Versuchsaufzucht unterschiedlich groß war, ergaben sich häufiger Gradienten mit weniger als 20 Tieren, die nicht ausgewertet wurden.

Bei diesem Stadium hat sich die Tendenz des Stadiums II zu einer breiteren Verteilung (der 50%-Bereich umfaßt 5°C) erhalten und beim Aufenthaltsbereich, der von der tiefsten möglichen Temperatur (19,0°C) bis 46,2°C reichte, sogar verstärkt. Bei der Eingabe am heißen Pol (Abb. 3.3.-1c) tritt zum kalten Pol hin eine stärkere Abgrenzung auf als bei den dort eingegebenen Larven. Die unteren Grenzen der 50%- bzw. 75%-Bereiche werden v.a. durch die Tiere bedingt, die am kalten Pol eingegeben wurden. Zwar finden sich auch im heißeren Bereich mehr Tiere, deren Eingabe dort erfolgte, aber da auch viele Tiere vom kalten Pol in diese Bereiche gewandert waren, ist kaum eine Beeinflussung der Verteilung durch tiefe Temperaturen am Eingabeort anzunehmen.

Während sich das TP (50%-Bereich) des Stadiums II (Abb. 3.3.-1b) gegenüber dem Stadium I (Abb. 3.3.-1a) um 2°C zu den tieferen Temperaturen hin ausgedehnt hat, liegt beim Stadium III (Abb. 3.3.-1c) gar keine Überschneidung mehr vor. Auffallend ist aber die sehr schiefe Verteilung. Diese wird v.a. durch viele Tiere (ca. 10%) im bevorzugten Bereich des Stadiums III verursacht.

50%-Bereich: 26,0 bis 31,0°C (TP)
75%-Bereich: 24,0 bis 34,0°C

4.)Stadium IV (80 h): 4 Versuche mit 8 auswertbaren Verteilungen

Bei Temperatur-Gradienten von 12,4 - 41,7°C fanden sich immer Tiere am kalten Pol, aber nur 2 Tiere oberhalb von 34°C. Der Aufenthaltsbereich dürfte also von 12,4 (eventuell tiefer) bis 34°C reichen und somit bedeutend niedriger liegen als bei den Freßlarven.

Die geringe Anzahl von Tieren (ca. 30), die in den Beobachtungsbereichen verblieben waren, schränkt die Aussagekraft der Versuche ein. Stärkere Häufungen waren von 16 bis 21°C und von 24 bis 31°C (im Bereich des TP des Stadiums III) erkennbar. Da sich im tieferen Temperaturbereich mehr Individuen aufhielten, liegt das TP vermutlich bei 16 bis 21°C.

Aufenthaltsbereich: (12,4) bis 34°C
(Bevorzugter Bereich: ungefähr von 16 bis 21°C (?))

5.)Stadium V (100 h): 3 Versuche mit 5 auswertbaren Verteilungen

Bei Temperaturgradienten von 11 bis 39°C zeigten sich im Aufenthaltsbereich der Larven kaum Unterschiede gegenüber den 80 h-Tieren. Ebenfalls war im Gegensatz zu den Versuchen mit Freßlarven kein relativ eng begrenzter, bevorzugter Temperaturbereich zu erkennen. Die stärksten Anhäufungen stimmten mit denen der 80 h-Larven überein.

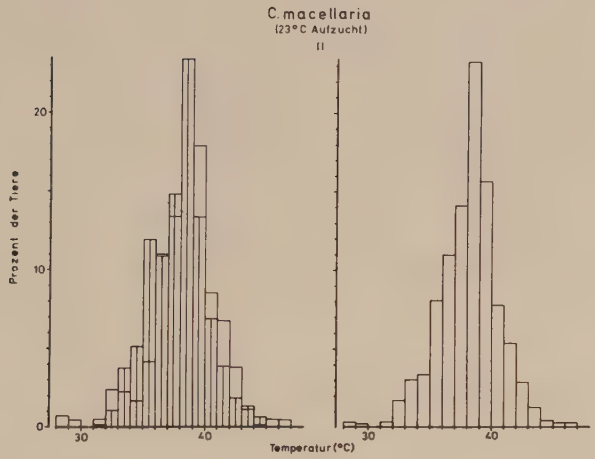
Aufenthaltsbereich: (11) bis 34 (39)°C
(Bevorzugter Bereich: ungefähr von 16 bis 21°C (?))

6.)Versuche zur Feststellung des bevorzugten Verpuppungs-Bereiches (Verpuppungsversuche): 2 Versuche mit 3 auswertbaren Verteilungen und 4 "Schlauchversuche"

Bei Temperaturgradienten von 11 bis 52°C traten auch bei den extremen Temperaturen noch vereinzelt Verpuppungen auf. Wegen der bei den Schlauchversuchen notwendigen geringen Anzahl von Tieren sind aber hierbei weitere Versuche durchzuführen, nach denen ebenfalls die Bedeutung kleinerer Kurvenmaxima besser beurteilt werden kann. Ausgeprägte Häufungen von Puppen fanden sich von 25 bis 32°C, v.a. um 28/29°C.

Verpuppungsbereich: (11) bis 36 (52)°C
(Bevorzugter Bereich: 25 bis 32°C)

3.3.2. Callitroga macellaria (23°C; AZ): 10 Versuche mit 14 auswertbaren Verteilungen



a a'

Abb. 3.3.-2: Prozentuale Verteilung (Mittelwerte der Versuche) des Stadiums II (68 h) von C. macellaria AZ (Erklärung s. Abb. 3.3.-1)

Tab. 3.3.-2: Daten zu den Versuchen mit C. macellaria AZ (Abb. 3.3.-2) (+: vergl. Tab. 3.3.-1)

Temperaturgradient: 26,3 - 46,9°C
Aufenthaltsbereich+: 28,0 - (46,9)°C
Anzahl der Tiere: 46 - 153

Beim Stadium II (68 h) der AZ von C. macellaria trat bei den einzelnen Versuchen wie bei der NZ eine starke Ansammlung von Tieren in ein bis zwei Versuchsbereichen auf. Der gesamte Aufenthaltsbereich liegt - mit einem Umfang von mindestens 19,1°C - nur etwas unter dem der NZ (Umfang: 20,7°C). Auch die Verteilung der Tiere in Abhängigkeit vom Eingabeort (Abb. 3.3.-2a) stimmt bei NZ und AZ in der Tendenz überein: Bei der AZ

finden sich ebenfalls links vom Maximum im kühleren Temperaturbereich höhere Werte bei den Larven, die am heißen Pol eingegeben wurden, und umgekehrt. Bei den wenigen Tieren im Bereich von 28 bis 30°C erfolgte wohl eine Beeinflussung durch den Eingabeort.

Die relativ hohen Prozentwerte in Abb. 3.3.-2a und a' und der geringere Umfang des TP der AZ - 3,0°C gegenüber 4,0°C der NZ - zeigen, daß sich die Tiere bei allen Versuchen im gleichen Temperaturbereich ansammelten. Ob dies auch das etwas höhere TP der AZ bedingt - v.a. bei der Begrenzung zum kalten Pol - kann erst nach weiteren Versuchen beurteilt werden.

50%-Bereich: 37,0 bis 40,0°C (TP)
75%-Bereich: 35,5 bis 41,0°C (36,0 bis 41,5°C)

3.3.3. Lucilia cuprina (30°C; NZ)

Versuche mit Substrat:

Bei den Schlauchversuchen mit L. cuprina ergaben sich die gleichen Schwierigkeiten wie bei C. macellaria, so daß bei der Auswertung nur Versuche mit Substrat berücksichtigt wurden.

Tab. 3.3.-3 Daten zu den Versuchen mit L. cuprina NZ (Abb. 3.3.-3)

Stadium	Temperaturgradient (°C)	Aufenthaltsbereich (°C)	Anzahl der Tiere
I	23,1 - 50,8	26,5 - 43,7	21 - 119
II	24,3 - 45,9	27,0 - 45,9	30 - 114
III	21,8 - 47,5	22,5 - 41,5	27 - 132

1.) Stadium I (15 h): 12 Versuche mit 16 auswertbaren Verteilungen

Bei L. cuprina finden sich bei allen 3 Stadien relativ hohe

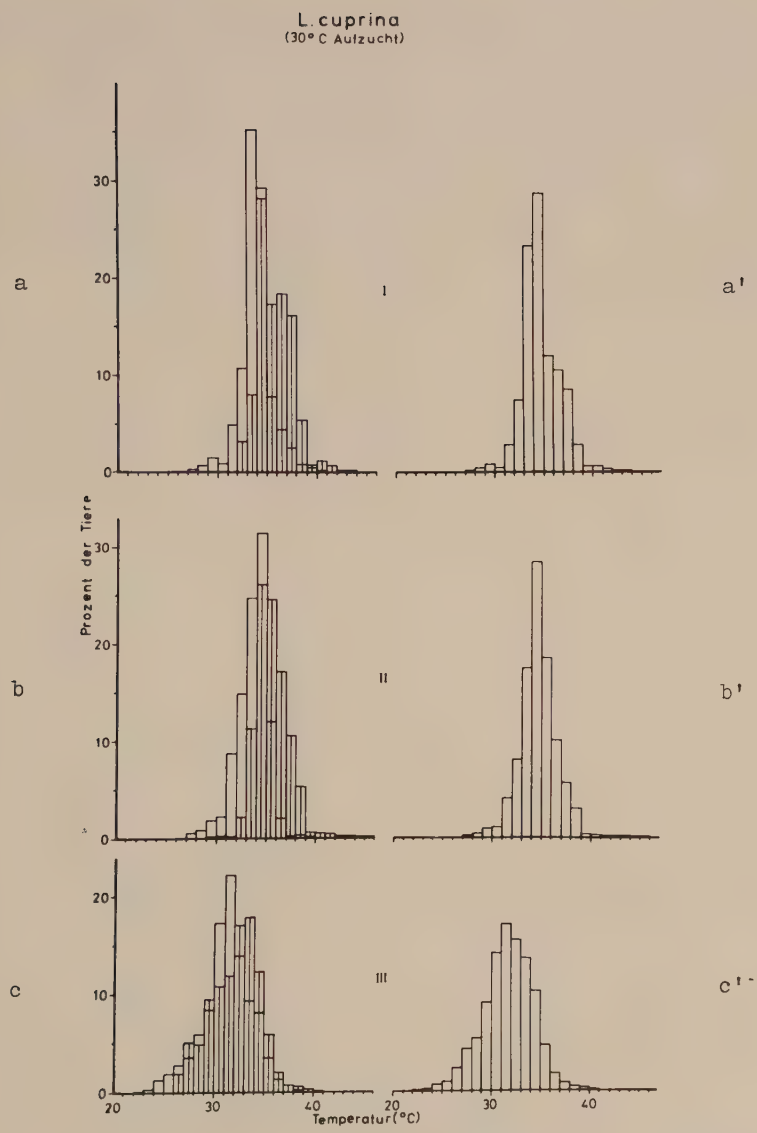


Abb. 3.3.-3: Prozentuale Verteilung (Mittelwerte der Versuche) der Freßlarven von L. cuprina NZ auf 1°C-Klassen (Erklärungen s. Abb. 3.3.-1)

Maximawerte. Auffallend ist beim Stadium I (Abb. 3.3.-3a') neben einer starken Ansammlung von Larven von 33-35°C der Temperaturbereich bis 38°C mit relativ vielen Tieren. Vergleicht man die Säulendiagramme in Abhängigkeit vom Eingabeort (Abb. 3.3.-3a), so ist zu erkennen, daß dies durch die Larven verursacht wird, die am heißen Pol eingegeben wurden. Eine graphische Darstellung der vier Versuche mit den höchsten Eingabetemperaturen (Abb. 3.3.-4) zeigt in Verbindung mit Tab. 3.3.-4, daß die Temperatur am Eingabeort dann einen großen Einfluß hat, wenn Hitzeschäden möglich sind (vergl. Meyer, 1976 b).

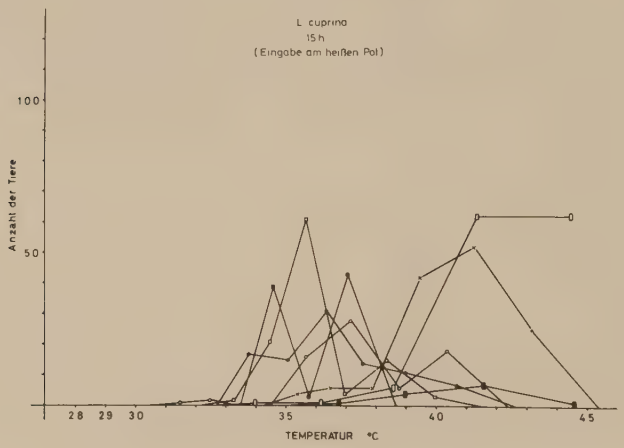


Abb. 3.3.-4: Verteilung der Larven im Temperaturgradienten beim Aussetzen der Tiere am heißen Pol (Erklärungen s. Kap. 3.2.3., Tab. 3.3.-4)

Dies gilt wohl für die Versuche Nr. 1 (x) und 2 (□ und ■) mit Temperaturen im Fleisch von 48 bzw. 46°C. Obwohl keine Beeinträchtigung der Bewegung der Larven zu erkennen war, hielten sich die meisten Tiere in der Nähe des Eingabeortes auf.

In Abb. 3.3.-3 a und a' wurde nur der letzte Versuch einbezogen. Aber auch bei den weiteren Versuchen mit Temperaturen am Eingabeort zwischen 40 und 41°C traten z.T. klar abgegrenzte

Tab. 3.3.-4: Daten zu den Versuchen der Abb. 3.3.-4

Vers.-Nr.	Symbol	Anzahl der Tiere	Temperatur am Eingabeort (°C)	Temperaturgradient (°C)	bevorzugter Bereich (°C)	Entfernung Eingabeort (Bereiche)	vom (°C)	Vers.-dauer (h)
1	x	135	48	30,2-49,5	(39)40-42(44)	(2) 3 (4)	6-8	7,5
2+	▯	132	46	19,1-46,0	40-46	0-1	0-6	6
	▮	13	46	19,1-46,0	40-43	1	3-6	6
3	0	71	43	29,2-46,0	39,5-41	1	2-3,5	6
					(35)36,5-38	3 (4)	5-6,5	
	●	95	43	29,2-46,0	36-37(40)	(2) 5	6-7	6
					34-35	6,5	8-10	
4	□	116	42	29,7-47,5	38-39	4	4-5	7,5
					35-36	6	6-7	
	■	85	42	29,7-47,5	36,5-38	5	4-5,5	7,5
					34-35	7	7-8	

Anmerkung: + Laufgang der TO z.T. trocken

Gruppen auf, die nur wenig vom Eingabeort weggewandert waren. Hierdurch wird die obere Grenze (43,7°C) um ca. 3°C gegenüber einer Eingabe am kalten Pol nach oben verschoben.

50%-Bereich: 33,0 bis 35,0°C (TP)
75%-Bereich: 32,0 bis 36,5°C.

2.)Stadium II (34 h): 10 Versuche mit 15 auswertbaren Verteilungen

Im Vergleich zum Stadium I treten nur geringe Unterschiede auf. Sowohl bei den bevorzugten Temperaturbereichen der einzelnen Versuche als auch bei dem 50%- und 75%-Bereich liegen kaum Differenzen vor, und der Aufenthaltsbereich erstreckt sich nur etwas mehr (2°C) zum heißen Pol hin. Da hierbei u.a. keine starke Beeinträchtigung durch den Eingabeort vorliegt, findet sich bei Abb. 3.3.-3 b' fast eine Normalverteilung.

Beim Stadium II (Abb. 3.3.-3 b') ist im Gegensatz zu C. macellaria NZ ein relativ enger bevorzugter Bereich zu erkennen. Ein weiterer Gegensatz wird in der prozentualen Verteilung in Abhängigkeit vom Eingabeort deutlich: bei der NZ von L. cuprina nimmt die Zahl der Larven, die am kalten Pol eingegeben wurden, vom Maximum zum heißen Pol hin stark ab und umgekehrt.

50%-Bereich: 33,5 bis 35,5°C (TP)
75%-Bereich: 32,5 bis 37,0°C (32,0 bis 36,5°C)

3.)Stadium III (46 h): 20 Versuche mit 22 auswertbaren Verteilungen

Bei den Larven dieser Altersstufe ergaben sich wie bei C. macellaria NZ große Schwierigkeiten, da sich sehr viele Tiere beim Versuchsende nicht im Fleisch aufhielten. Trotz der vielen Wiederholungsversuche stimmen - fast so wie bei den jüngeren Stadien von L. cuprina NZ - und im Gegensatz zum Stadium III von C. macellaria NZ - die Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Versuche stärker überein (v.a. die Lage der bevorzugten Bereiche). Die breitere prozentuale Verteilung in Abb. 3.3.-3 c' ist also nicht

durch Schwankungen der bevorzugten Temperatur, sondern durch ein stärkeres Verteilen der Larven in den einzelnen Versuchen entstanden.

Bei der Eingabe am heißen Pol wanderten die Larven z.T. weiter über das Maximum hinaus als die am kalten Pol eingegebenen. Hierdurch entsteht die schiefe Verteilung mit einer stärkeren Abgrenzung zum heißen Pol. Diese Tendenz zu kühleren Temperaturen ist ebenfalls beim Aufenthaltsbereich zu erkennen, der fast den gleichen Umfang hat (19,0°C) wie beim Stadium II (18,9°C), aber bei beiden Grenztemperaturen ca. 4,5°C tiefer liegt. Auch die 50%- bzw. 75%-Bereiche zeigen an der unteren Grenze deutlich niedrigere Werte.

50%-Bereich: 30,5 bis 34,0°C (TP)
75%-Bereich: 29,0 bis 35,0°C (29,5 bis 35,5°C)

4.) Stadium IV (64 h) und Stadium V (76 h):

Bei beiden Stadien liegen nur wenig Versuche vor, die z.T. wegen des Bestrebens eines Teils der Larven, vom nassen Sand abzuwandern, nicht auswertbar sind. Ebenfalls traten wie bei den Wanderlarven von C. macellaria keine starken Häufungen in einer engen Temperaturzone auf. Die vorhandenen Ansammlungen von Larven fanden sich v.a. im kühleren Bereich. Welche Bedeutung beim Stadium IV neben der stärksten Häufung von 14 bis 16°C kleinere Kurvenanstiege bei 21°C und 27°C besitzen, ist fraglich.

Auch die Festlegung des Aufenthaltsbereiches bedarf noch weiterer Versuche, da sich bei Temperaturgradienten von 12 - 33°C (64 h) und 17 - 39°C (76 h) bei beiden Altersstufen die Larven im gesamten TO-Bereich aufhielten.

5.) Verpuppung: 7 Versuche mit 11 auswertbaren Verteilungen

Bei den Gradienten im Bereich von 15,2 - 35,9°C erfolgten die Verpuppungen vom kalten Pol bis 33,1°C.

Wie bei C. macellaria NZ verpuppten sich die Larven nicht in einem eng begrenzten Temperaturbereich, und häufig waren bei den Kurven mehrere kleine Maxima zu erkennen. In allen Versuchsteilen

traten jedoch verstärkt Verpuppungen von ca. 19-26°C auf. Temperaturen unter 18°C wurden aber bedeutend seltener gewählt als über 26°C.

3.3.4. Lucilia cuprina (23°C; AZ)

Tab. 3.3.-5: Daten zu den Versuchen mit L. cuprina AZ (Abb. 3.3.-5)

Stadium	Temperaturgradient (°C)	Aufenthaltsbereich (°C)	Anzahl der Tiere
I	24,2 - 46,8	28,4 - 45,6	60 - 135
II	24,8 - 46,3	27,8 - 42,2	24 - 158
III	22,6 - 46,1	23,9 - 45,7	25 - 127

1.)Stadium I (28 h): 7 Versuche mit 13 auswertbaren Verteilungen

Bei einem Vergleich der Säulendiagramme in Abhängigkeit vom Eingabeort (Abb. 3.3.-5a) fällt wie bei der NZ auf, daß sich die Tiere, die am heißen Pol eingegeben wurden, mehr bei höheren Temperaturen aufhielten mit einem schmalen bevorzugten Bereich von 34 - 36°C. Demgegenüber zeigen die Larven vom kalten Pol eine breite Ansammlung von 31 - 34°C. Wodurch diese Beeinflussung bei einer Eingabetemperatur am kalten Pol von ca. 25°C bedingt ist, bedarf weiterer Untersuchungen.

Die NZ und AZ von L. cuprina unterscheiden sich kaum. Zwar liegt der Aufenthaltsbereich der AZ 2°C höher (bei gleichem Umfang), aber beim TP (50%-Bereich) der NZ zeigt sich nur noch eine Erhöhung um 0,5°C und ein um 1°C höherer Wert der unteren Grenze des 75%-Bereiches. Die starke Konzentrierung der Larven bei den einzelnen Versuchen auf meistens einen Bereich ist bei NZ und AZ durch die relativ hohen Prozentwerte im Maximum er-

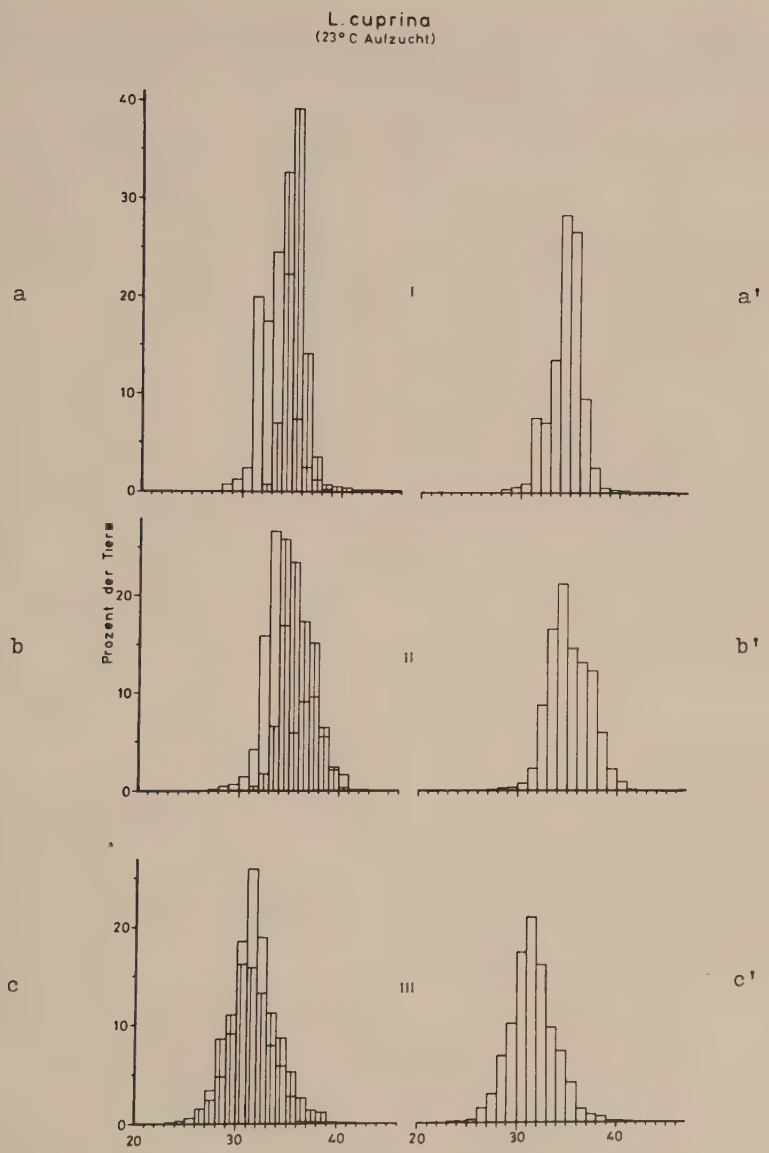


Abb. 3.3.-5: Prozentuale Verteilung (Mittelwerte der Versuche) der Freßlarven von L. cuprina AZ auf 1°C-Klassen (Erklärung s. Abb. 3.3.-1)

kennbar.
50%-Bereich: 33,5 bis 35,5°C (34,0 bis 36,0°C) (TP)
75%-Bereich: 33,0 bis 36,5°C

2.) Stadium II (48 h): 10 Versuche mit 18 auswertbaren Verteilungen

Bei dieser Altersstufe treten die gleichen Schwankungen der bevorzugten Bereiche in den einzelnen Versuchen wie beim Stadium I auf (s. Abb. 3.3.-5b). Ein zweites kleineres Maximum bei 36 - 38°C, bedingt durch Tiere, deren Eingabe am kalten Pol erfolgte, verstärkt die langsame Abnahme der prozentualen Verteilung in diesen Temperatur-Klassen (Abb. 3.3.-5b').

Gegenüber Stadium I ergibt sich (trotz eines Aufenthaltsbereichs mit einem geringeren Umfang) bei den 48 h-Larven ein breiterer 50%- und 75%-Bereich, wobei die Werte beider Bereiche die Grenzwerte des Stadiums I übertreffen.

Zwischen AZ und NZ liegt auch bei dieser Altersstufe für die TP (AZ: 33,0 - 36,0°C; NZ: 33,5 - 35,5°C) ein nur geringer Unterschied vor, wobei die AZ aber - wie bei Stadium I - etwas höhere Werte im heißen Bereich aufweist.

50%-Bereich: 33,0 bis 36,0°C (32,5 bis 35,5°C) (TP)
75%-Bereich: 32,5 bis 37,5°C

3.) Stadium III (68 h): 10 Versuche mit 14 auswertbaren Verteilungen

Die graphische Darstellung der prozentualen Verteilung in Abhängigkeit vom Eingabeort (Abb. 3.3.-5c) weist für die Tiere vom kalten Pol einen schmalen bevorzugten Bereich mit höheren Werten auf als bei einer Eingabe am heißen Pol, wobei die Lage der Ansammlungen der Larven übereinstimmt.

Wie bei den anderen Arten ergibt sich zum Ende der Freßlarvenperiode ein größerer Umfang des Aufenthaltsbereiches: ca. 7,5°C gegenüber dem Stadium II und ca. 4,5°C gegenüber Stadium I. Ebenfalls sind für den Aufenthalts- sowie für 50%- und 75%-Bereiche die niedrigsten Werte der Freßlarvenentwicklung zu er-

kennen, ohne daß bei den TP eine Überschneidung mit den anderen Stadien vorliegt.

Der Unterschied gegenüber der NZ ist auch bei diesem Stadium nur sehr gering bei etwas höheren TP-Werten der NZ, während der Aufenthaltsbereich für die AZ um ca. 4°C höher liegt.

50%-Bereich: 30,0 bis 33,0°C (TP)
75%-Bereich: 29,0 bis 34,5°C (28,5 bis 34,0°C)

3.3.5. Calliphora vicina (23°C; NZ)

Tab. 3.3.-6: Daten zu den Versuchen mit C. vicina (Abb. 3.3.-6)

Stadium	Temperaturgradient (°C)	Aufenthaltsbereich (°C)	Anzahl der Tiere
I	14,3 - 39,1	19,3 - 32,1	28 - 85
II	12,7 - 39,0	17,5 - 32,0	32 - 178
III	12,9 - 36,3	15,9 - 28,5	11 - 148

1.)Stadium I (22 h): 17 Versuche mit 23 auswertbaren Verteilungen

Bei diesen Stadien brachten Versuche mit Rindfleischstücken, die für die Aufzucht von C. vicina verwendet werden, wegen eines offensichtlich thigmotaktischen Verhaltens der Larven keine eindeutigen Ergebnisse. Deshalb wurde auch für diese Art durchgedrehtes Fleisch (vom Rind) verwendet. Es zeigte sich zwar eine etwas stärkere Abwanderung der Tiere, aber trotzdem befanden sich häufig noch kleinere Gruppen von Larven direkt am Eingabeort, die bei der Auswertung ausgeschlossen wurden (s. Kap. 3.2.3.). Diese Gruppen fanden sich auch noch bei einer Versuchsdauer von 24 h bei einer Eingabetemperatur von 17°C am kalten Pol und 10 h nach einer Eingabe bei 38 oder 33°C. Hierbei verblieben sie am heißen Pol in einem Temperaturbereich, in den sie vom kalten

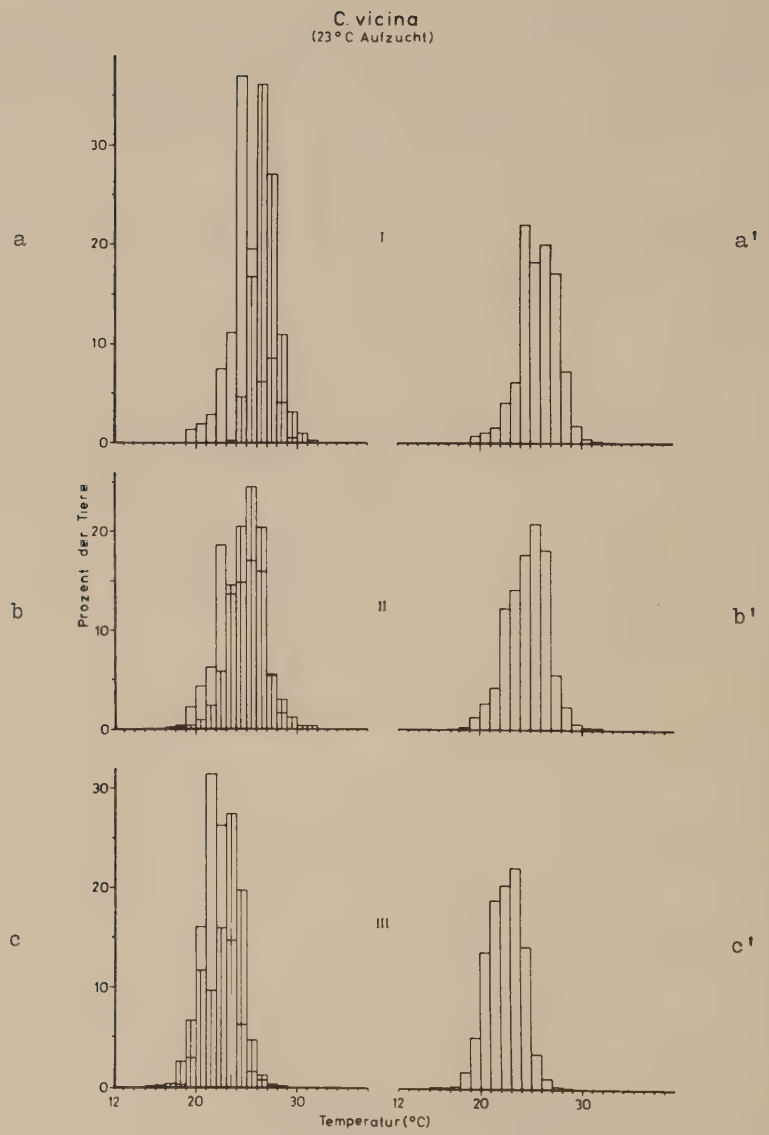


Abb. 3.3.-6: Prozentuale Verteilung (Mittelwerte der Versuche) der Freßlarven von C. vicina auf 1°C-Klassen (Erklärung s. Abb. 3.3.-1)

Pol niemals eingewandert waren. Die Schwierigkeit, eine Abwanderung der Tiere zu erzielen, ist auch aus dem breiten bevorzugten Bereich (Abb. 3.3.-6a') ersichtlich. In Abb. 3.3.-6a ist zu erkennen, daß sogar - dem Eingabeort entsprechend - jeweils ein etwas näher zum heißen bzw. kalten Pol liegendes Maximum auftritt.

50%-Bereich: 24,5 bis 27,0°C (TP)
75%-Bereich: 24,0 bis 28,0°C

2.)Stadium II (48 h): 15 Versuche mit 20 auswertbaren Verteilungen

Die beim Stadium I aufgetretene Beeinflussung durch den Eingabeort dürfte hierbei nicht vorhanden sein, obwohl in Abb. 3.3.-6b' ebenfalls ein relativ breiter bevorzugter Bereich vorliegt. Hierbei trat aber bei den einzelnen Versuchen keine breitere Verteilung der Tiere auf, sondern wie beim Stadium I ergab sich eine stärkere Streuung der bevorzugten Bereiche der einzelnen Versuche. Diese Streuung ist bei einer Eingabe am heißen Pol und am kalten Pol ungefähr gleich stark, wodurch ein 4 bis 5°C umfassender bevorzugter Bereich bei den Tieren beider Eingabeorte entsteht. Dort finden sich nur geringe Differenzen der prozentualen Verteilung einer Eingabe am heißen bzw. kalten Pol. Geringe Unterschiede zwischen den Stadien I und II zeigen sich bei dem um ca. 1,5°C zu den niedrigeren Temperaturen hin ausgedehnten Aufenthaltsbereich. Ob der leichte Abfall des TP vom Stadium I zum Stadium II signifikant ist, kann erst durch weitere Versuche v.a. beim Stadium I festgestellt werden.

50%-Bereich: 23,5 bis 26,5°C (TP)
75%-Bereich: 22,5 bis 27,0°C

3.)Stadium III (66 h): 14 Versuche mit 19 auswertbaren Verteilungen

Bei dieser Art fanden sich im Gegensatz zu den anderen Arten nur wenige Tiere, die das Fleisch am Ende des Versuches schon

verlassen hatten, was u.a. ein Grund für die hohen Werte in Abb. 3.3.-6c war. Da aber wieder je nach Eingabeort stärkere Unterschiede auftreten, liegen im bevorzugten Bereich bei dem zusammenfassenden Histogramm (Abb. 3.3.-6c') um 10% niedrigere Werte vor.

Die 50%- bzw. 75%-Bereiche, die sich nur am Rande mit denen des Stadiums II überschneiden, zeigen, daß ebenfalls bei C. vicina zum Ende der Freßlarvenentwicklung das TP abnimmt. Gegenüber dem Stadium II liegt auch der Aufenthaltsbereich um 1,5°C tiefer.

50%-Bereich: 21,5 bis 24,0°C (TP)
75%-Bereich: 20,5 bis 24,5°C

4.) Stadium IV (98 h): 6 Versuche mit 11 auswertbaren Verteilungen

Um die Schwierigkeiten der Versuche mit Wanderlarven zu verdeutlichen, sind diese Versuche in Abb. 3.3.-7 graphisch dargestellt worden, wobei wegen der Übersichtlichkeit nicht alle aufgenommen wurden.

Bei Gradienten im Bereich von 8,9 bis 37°C erstrecken sich die Aufenthaltsbereiche der Larven vom kalten Pol bis 28°C (4 Tiere darüber hinaus bis 32°C).

Neben kleineren Maxima im Bereich der Zuchttemperatur bei 22 bis 23°C fallen v.a. die stärkeren Ansammlungen unter 20°C auf. Bei einer Eingabe am kalten Pol (z.B. △ und ▲) ergeben sich dort häufiger Ansammlungen von Larven, die vermutlich nicht abgewandert waren. Stärkere Maxima der Kurven treten in fast allen 11 Versuchsteilen im Temperaturbereich von 14 bis 20°C auf.

Aufenthaltsbereich: (8,9) bis 28 (32)°C
Bevorzugter Bereich: v.a. 14 bis 20°C.

5.) Stadium V (134 h)

Zu dieser Altersstufe war nur ein Versuch mit 2 auswertbaren Verteilungen durchgeführt worden. Hierbei hielten sich die Tiere

vom kalten Pol (7,2°C) bis ca. 23°C (bei 27,7°C am heißen Pol) auf, ohne daß aber bei beiden Verteilungen ein gleich gelagertes Maximum zu erkennen war.

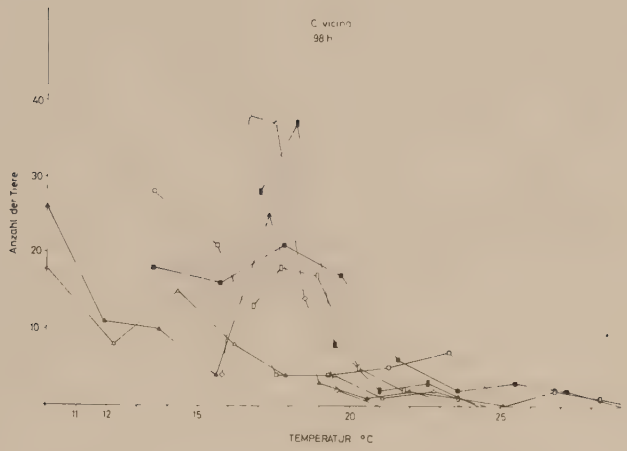


Abb. 3.3.-7: Verteilung der 98h-Larven im Temperaturgradienten (Erklärung s. Kap. 3.2.3.)

6.)Verpuppung: 7 Versuche mit 13 auswertbaren Verteilungen

Für die Darstellung der Verteilung der Puppen von C. vicina im Temperaturgradienten wurden exemplarisch 3 Versuche ausgewählt.

Der Temperaturbereich, in dem Verpuppungen erfolgten, erstreckte sich vom kalten Pol (11,1°C) bis 30,0°C, während der heiße Pol eine Temperatur von maximal 31,6°C aufwies.

Wie bei L. cuprina, ist bei dieser Art kein engbegrenzter Verpuppungsbereich zu erkennen. Bei Versuchen mit wenigen Tieren ergab sich meistens eine Kurve mit mehreren kleinen Maxima, ohne daß übereinstimmende bevorzugte Bereiche sichtbar wurden.

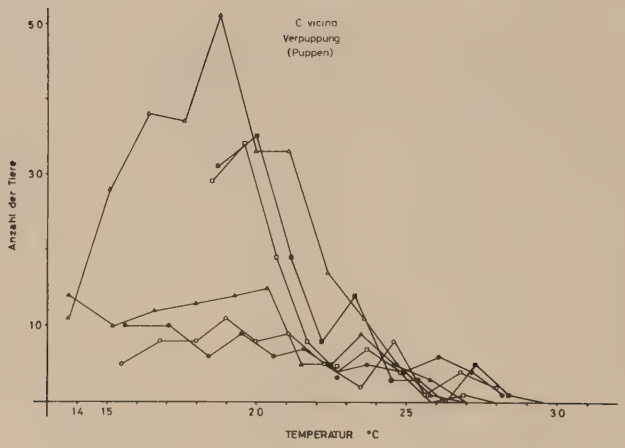


Abb. 3.3.-8: Verteilung der Puppen im Temperaturgradienten (Erklärung s. Kap. 3.2.3.)

Dagegen muß aus den Versuchen mit relativ vielen Tieren (z.B. über 200 Tiere in einem Gradienten bei △ und einem nicht dargestellten Versuch) auf einen breiteren Vorzugsbereich geschlossen werden, der ungefähr zwischen 16°C und 21°C liegen dürfte.

Verpuppungsbereich: (11) bis 30°C
Bevorzugter Bereich: 16 bis 21°C

3.4. Das Thermopräferendum: Beeinflussende Faktoren und seine Beziehung zur Temperaturadaptation und Akklimatisation

Die Entwicklung von Mechanismen zur Aufrechterhaltung eines homeothermen Zustandes ist als ein wichtiger Weg in der Evolution der Organismen anzusehen (Zusammenfassungen s. z.B. Hannon und Viereck, 1962; Gelineo, 1964; Whittow, 1970, 1971, 1973; Richards, 1973; Swan, 1974). Auch Insekten besitzen Möglichkeiten zur Regulation ihrer Körpertemperatur, und zwar "chemoregulatorisch", d.h. durch Stoffwechselwärme, oder mit Hilfe der Transpiration (vergl. u.a. Church, 1960 a, b; Adams und Heath, 1964; Hanegan und Heath, 1970; Heinrich,1970 a, b, 1975, 1976; Kammer, 1970 a, b; Heinrich und Pantle, 1975; Wasserthal, 1975). Häufiger finden sich aber nach Cloudsley-Thompson (197o) "behavioral mechanisms", d.h. Verhaltensweisen, durch welche die Insekten helioregulatorisch (Karl, 1968), also durch optimale Absorption der Sonnenwärme, ihre Körpertemperatur erhöhen (Zusammenfassungen s. Precht, 1955; Jankowsky, 1973). Vor allem treten bei ihnen aber Verhaltensweisen auf, welche die Insekten veranlassen, bestimmte Temperaturen zu meiden bzw. andere aufzusuchen.

Die diesen Reaktionen zugrundeliegenden Mechanismen werden ausführlich von Herter (1925, 1926, 1932) und Fraenkel und Gunn (1961) dargestellt. Über den Aufbau der Temperatursinnesorgane bei Insekten sind uns nur wenige Arbeiten bekannt. (Zusammenfassung s. Herter, 1953; Murray, 1962; Cloudsley-Thompson, 1970). Hierbei sind v.a. Insekten mit einer Konzentrierung von Sinnesorganen auf bestimmte Körperanhänge untersucht worden (z.B. Schaben: Kerkut und Taylor, 1957; Loftus, 1968; Van Weel und Mc Donald, 1971), seltener aber Fliegenlarven (Zusammenfassung s. Ellsworth, 1933; Hafez, 1950).

Bei der Orientierung im Temperaturgradienten zeigt sich also eine speziell für Ectotherme wichtige Verhaltensweise, bei der eine bestimmte, dem Gleichgewicht von Stoffwechsel und Umwelt entsprechende Temperatur - das Thermopräferendum - aktiv aufgesucht wird.

In letzter Zeit wird diese Temperatur nicht mehr als Temperaturpunkt, sondern als Bereich verstanden. Herter (1953) definierte das TP als den Bereich, in dem die Tiere zur Ruhe kamen (gemessen wurden die Bodentemperaturen). Dagegen wird unter TP in dieser Arbeit der Bereich verstanden, in dem die meisten Ansammlungen von Tieren zu finden waren (50%-Bereich), wobei sich die Temperaturangaben auf die Boden-Substrat-Temperatur beziehen (s. Kap. 3.2.3.).

Es gibt eine Reihe von Autoren, die sich mit der Orientierung von Insekten - zumeist adulten Tieren - im Temperaturgradienten befaßt haben. Die wichtigste ältere Literatur wird von Uvarov (1931 a, b), Deal (1941), Herter (1939, 1953, 1962), Precht (1955), Cloudsley-Thompson (1970) und Laudien (1973) erfaßt, wobei uns nur wenige Arbeiten über Fliegenlarven bekannt sind (s. Einleitung).

Die Schwierigkeit der Versuche liegt darin, wirklich die Abhängigkeit der Orientierung von der Temperatur zu erfassen und andere physikalische, aber auch physiologische Faktoren auszuschalten.

Ein solcher physikalischer Faktor wäre die Feuchtigkeit, die neben der Temperatur bei der Orientierung der Insekten eine große Rolle spielen kann (vergl. u.a. Herter, 1925; Gunn, 1934, 1935; Subklew, 1935; Theodorides und van Heerdt, 1950; Schmidt, 1956; Madge, 1961; Bauer und Bath, 1976). Die verschiedenen Autoren haben in unterschiedlicher Weise versucht, die Überlagerung von Temperatur- und Feuchtigkeitsgradient zu verhindern. Bei den beschriebenen, mit Fleisch durchgeführten Versuchen erwies sich schließlich eine Schrägstellung der TO und die Eingabe einer gewissen Flüssigkeitsmenge, die ständig zum wärmeren Pol zurückfließen konnte, als brauchbar. Dagegen verhinderte bei den Versuchen mit Wanderlarven die starke Anfeuchtung des Sandes ein Austrocknen. Hierbei bewirkte aber ein auch bei der Zucht zu beobachtendes und bei den einzelnen Larven sehr unterschiedlich ausgeprägtes Hygropräferendum, daß viele Tiere nicht an der Sandoberfläche blieben. Versuche mit Wanderlarven sollten deshalb unter Variation der Feuchtigkeit durchgeführt werden,

z.B. mit einem von Coenen-Staß (1975) entwickelten Thermo-Hygro-Labyrinth.

Durch die Verwendung von Substrat - in ähnlicher Weise arbeiteten Thomsen und Thomsen (1937) u.a. mit Musca - wurde zugleich ein für die Versuche mit Freßlarven eventuell wichtiger Hungereffekt ausgeschlossen, der nach Herter (1953) unklare Resultate ergeben soll. Hierbei war aber festzustellen, ob bei der Verwendung von Fleisch ein von Thomsen und Thomsen (1937) angegebener möglicher Einfluß von temperaturbedingten Veränderungen des Substrates auftreten konnte. Deshalb wurde bei einem Versuch ein Temperaturgradient der TO abgetrennt und ohne Larven belassen. Nach dem Aussortieren der Larven wurden Tiere einer weiteren Aufzucht in beide TO-Hälften gegeben. Weder bei dem Fleisch, das durch den ersten Versuch z.T. vorverdaut war, noch bei dem anderen Fleischring, auf den nur die Temperatur gewirkt hatte, war im Verlauf der folgenden 12 h ohne Temperaturgradient ein Präferendum festzustellen.

Da u.a. Herter (1924) und Bodenheimer und Schenkin (1928) bei einigen Insekten eine Beeinflussung des TP durch die Lichtintensität feststellten und zumindest bei Wanderlarven eine photonegative Reaktion bekannt ist (vergl. u.a. Loeb, 1890; Green, 1951; Ellsworth, 1933; Strange, 1961), wurden alle Versuche im Dunkeln durchgeführt (s. Kap. 3.2.2.).

Außer den genannten Faktoren traten Reaktionen der Tiere auf, deren Einfluß nicht unterschätzt werden sollte:

1. die Thigmotaxis und 2. der Gruppeneffekt. Beide Faktoren können sich überlagern, und ihre Bedeutung ist im einzelnen nicht genau feststellbar. Sicher scheint zumindest bei den Wanderlarven, die sich ja zum Verpuppen in den Boden einwühlen, neben der negativen Phototaxis die Thigmotaxis eine Rolle zu spielen. Der Einfluß des Gruppeneffekts könnte sich bei Freßlarven und Vorpuppen unterschiedlich auswirken. Meyer (1971) konnte bei Freßlarven von Callitroga einen positiven Gruppeneffekt wahrscheinlich machen. Wurden die Larven in die TO ausgesetzt, bevor ein Temperaturgradient vorhanden war, so konnten die sich bildenden Gruppen eine Orientierung im Gradienten verhindern. Andererseits

scheinen sich die Wanderlarven von Callitroga entgegengesetzt zu verhalten (s. Meyer, 1971), so daß ein negativer Gruppeneffekt einer Häufung von Vorpuppen in einem bestimmten Temperaturbereich entgegenwirken könnte.

Um ein mögliches thigmotaktisches Verhalten sowie einen Gruppeneffekt bei Versuchsbeginn auszuschalten, d.h. die Larven zur Abwanderung aus dem "Start"-Bereich zu veranlassen, wurden diese bei möglichst hohen bzw. niedrigen Temperaturen in die TO eingesetzt. Als Voraussetzung hierzu sollten vorher diejenigen hohen und niedrigen Temperaturen festgestellt werden, welche zur Starre resp. zum Tod führen (s. dazu z.B. Nieschulz, 1933, 1934, 1935; Precht, 1955; Meyer, 1976 b). Es ist aber zu beachten, daß diese "Fixpunkte" sowohl verschiebbar sind als auch individuell differieren können (z.B. Davison, 1969: bei Calliphora; Nieschulz, 1933, 1934, 1935: u.a. bei Musca;Cloudsley-Thompson, 1970). Nicht erklären können wir uns aber, wodurch bei Temperaturen knapp unterhalb der "Hitzestarre-Temperatur" das TP v.a. bei jungen Larven zum heißen Pol verschoben wurde (ohne daß eine Beeinträchtigung der Bewegungsfähigkeit festzustellen war).

Neben den bisher aufgeführten Faktoren ist auch noch die Vorbehandlung der Tiere in bezug auf Alter (vergl. Bodenheimer, 1932; Heran, 1952; Dyck, 1969; Linley und Evans, 1971), Hungerzustand (z.B. Agrell, 1947; Bodenheimer und Schenkin, 1928) usw. zu beachten (s. Zusammenfassung bei Precht et al, 1955). Unser Material entstammte jedoch einer bereits weitgehend standardisierten Zucht. Auch eine jahreszeitliche Beeinträchtigung dürfte kaum auftreten (vergl. Merker und Adlung, 1958; Bodenheimer und Klein, 1930). Tagesperiodische Änderungen des TP konnten nicht festgestellt werden (vergl. Remmert, 1960; Kadlubowski und Dudik, 1968).

Als letzter wichtiger Faktor ist noch die Versuchszeit zu erwähnen. Bei Vorversuchen erwies sich eine Versuchszeit von 3 Stunden als nicht ausreichend. Erst nach 6 bis 7 Stunden fanden sich bei Versuchen, welche sich durch den Eingabeort der Tiere unterschieden, die Häufungen meistens im gleichen Temperaturbereich. Diese Feststellung wurde durch Versuche bestätigt, bei de-

nen die Ortsveränderung von Larvenansammlungen in der TO nach dem Versuchsbeginn durch den Deckel hindurch beobachtet wurde. Hierbei ergab sich bei einem Versuch erst nach 2 h ein langsames Abwandern der ganzen Gruppe vom Eingabeort weg. Dies war nach 6 h abgeschlossen. Andere Versuche zeigten schon nach 3 h nur noch geringe Veränderungen, wohingegen bei C. vicina z.T. nach 23 h noch viele Tiere am Eingabeort verblieben waren.

Die je Eingabeort in ihrer Lage etwas differierenden Maxima der Kurven einer Altersstufe können v.a. bei einer langsamen Abwanderung der ganzen Gruppe entstehen. Da das TP nicht als eine bestimmte Temperatur aufzufassen ist, sondern einem Bereich entspricht, bestand für die Tiere nach dem Erreichen der Grenzen dieses Bereiches kaum noch ein Impuls weiterzuwandern. Ob die beiden Fälle (C. macellaria NZ und AZ Stadium II), bei denen sich die jungen Tiere, deren Eingabe am heißen Pol erfolgt war, näher am kalten Pol aufhielten (und umgekehrt), durch stärkere einzelne Fluchtreaktionen entstanden, kann erst nach weiteren Beobachtungen des Abwanderungsverhaltens beurteilt werden. (Hierbei sollte versucht werden, den auslösenden Faktor festzustellen.)

Die erzielten Ergebnisse werden in Abb. 3.4.-1 für die Freßlarvenstadien zusammengefaßt. Hierbei bilden Temperaturgradient (a) (s. Darstellung C. vicina III), Aufenthaltsbereich (b), 75%- und 50%-Bereich (c und d) entsprechende Strecken über einer Temperaturskala. Die Aufenthaltsbereiche, die häufig im Verlauf der Entwicklung an Umfang zunehmen, zeigen eine klare Abgrenzung von C. vicina, aber kaum Unterschiede zwischen den beiden anderen Arten, wohingegen auch hierbei Differenzen der TP zu erkennen sind.

Unabhängig von weiteren zusätzlichen Versuchen, die v.a. bei den Wanderlarven notwendig sind, treten folgende wichtige Tendenzen und Unterschiede zwischen den Arten, Aufzuchten und Stadien auf:

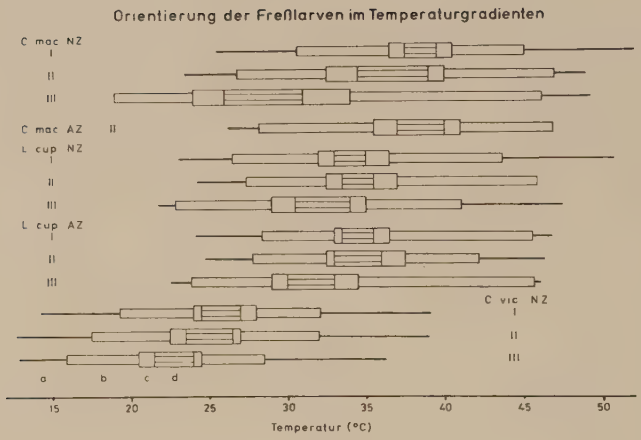


Abb. 3.4.-1: Orientierung der Freßlarven im Temperaturgradienten (a: Temperaturgradient; b: Aufenthaltsbereich der Tiere; c: 75%-Bereich; d: 50%-Bereich (TP); die links bezeichneten Bereiche (a,b,c) erstrecken sich bis zur rechten Grenze des entsprechenden Balkens)

1. Entwicklung und Adaptation:

Im Verlauf der Freßlarvenentwicklung ist bei C. macellaria NZ und C. vicina zwischen den Stadien I und II eine geringe Abnahme des TP zu erkennen, die in ihrer Größe mit der Zunahme der Wärmeproduktion bei den Aufzuchten übereinstimmt (s. Kap. 2.2.2.). Messungen der Temperatur im Bereich der Larven mit Hilfe von Thermo-Elementen ergaben auch in der TO eine geringe (maximal $0{,}5^{\circ}C$) Temperaturerhöhung. Die Umgebungstemperatur und damit das TP stimmt deshalb wohl auch im Stadium II mit dem Wert des Stadiums I, bei dem keine Temperaturerhöhung auftrat, überein.

Die Differenz von Stadium II und III dürfte demgegenüber kaum nur durch eine höhere Wärmeproduktion der Larven zu erklären sein, da auch hierbei im Bereich der Larven nur eine maximale Erhöhung um 0,5°C festzustellen war. Vor allem das Verhalten des Stadiums III von C. macellaria NZ mit relativ vielen Larven im TP des Stadiums II spricht eher für einen Übergang zu den tieferen TP der Wanderlarven. Dies scheinen ebenfalls die Schwierigkeiten der TP-Bestimmungen des Stadiums III anzudeuten, bei denen immer viele Larven nicht im Fleisch verblieben. Auch bei der Zucht wanderten bei einer Störung die ausgewachsenen L3-Larven vom Fleisch ab in den Sand und beendeten vorzeitig die Freßlarvenperiode.

Die Versuche mit Wanderlarven sind wegen der geringeren Anzahl von Individuen, die in den Versuchsbereichen vorhanden waren, schwieriger zu beurteilen. Allerdings scheinen sie generell niedrigere Temperaturen als die Freßlarven vorzuziehen, ohne daß (abgesehen von den Verpuppungen) große Differenzen zwischen den Arten - wie bei den Freßlarven - vorzuliegen scheinen. Ein "Kältefalle"-Effekt (u.a. Dyck, 1969) kann hierbei nicht aufgetreten sein, da die Larven voll beweglich waren. Dieses Verhalten spiegelt wohl die Temperaturdifferenz der zwei Orte der Entwicklung (Warmblüterwirt bzw. Kadaver gegenüber dem Boden) wider. Sollten weitere Experimente die niedrigen TP der Wanderlarven bestätigen, so ist bei L. cuprina und C. vicina eine tiefere Aufzuchttemperatur dieser Entwicklungsperiode in Betracht zu ziehen. Auch Herter (1951) vermutete, daß das tiefe TP der verpuppungsbereiten Larven parasitischer Dipterenlarven (Vogelparasiten) durch die tieferen Temperaturen am Verpuppungsort bedingt sei. Ob der wahrscheinlich vorhandene Anstieg des TP bei der Verpuppung einem vergleichbaren Verhalten im Freiland entspricht, bedarf weiterer Untersuchungen. (Davies (1929) beobachtete eine Überwinterung der Larven von L. sericata in einer Tiefe von mindestens 12,7 cm. Im Frühjahr wanderten die Tiere aber hoch, um sich ca. 1 cm unter der Oberfläche zu verpuppen.)

Bei Musca fanden Thomsen und Thomsen (1937) ebenfalls bei den TP von Freßlarven (30-37°C) und Wanderlarven (unter 15°C) eine

Differenz, die mit den Unterschieden im natürlichen Biotop (Misthaufen) sehr gut übereinstimmt und im Vergleich zu anderen Arten ebenfalls eine Relation der Temperaturen im natürlichen Milieu und der gefundenen TP ergibt. Genauer untersucht wurden diese Beziehungen zwischen TP und den natürlichen ökologischen Bedingungen von Zwicky (1949) bei Drosophila-Arten und bei anderen Insektengruppen, z.B. Carabiden (Coleoptera) von Krumbiegel (1932), Lindroth (1949), Schmidt (1955, 1956, 1957), Thiele (1962, 1964, 1967) und Thiele und Lehmann (1967).

Die TP der 3 Arten lassen sich zumindest im Freßlarvenstadium in der Reihenfolge C. macellaria - L. cuprina - C. vicina anordnen, wobei C. macellaria die höchsten TP aufwies. Dies stimmt aber genau mit ihrer Ökologie (s. Kap. 2.1.) und den Zuchttemperaturen überein, und wie bei den Untersuchungen von Nieschulz und du Toit (1933), Zwicky (1949) und El Rayah (1970) ist auch hierbei eine Korrelation mit der Hitzeresistenz (Meyer, 1976b) möglich.

Wie in Kap. 2.2.1. erläutert, werden die Freßlarven von C. macellaria bei 37°C, die von L. cuprina bei 30°C und die von C. vicina bei 23°C gezogen; die Wanderlarven von C. macellaria und von L. cuprina bei 30°, die von C. vicina bei 23°C. Ob es sich bei diesen Temperaturen um Optimal-Temperaturen handelt, d.h. um Temperaturen, bei denen die höchste Reproduktionsrate innerhalb einer bestimmten Zeit erzielt werden kann (Deal, 1941), läßt sich nicht sicher sagen. Es gibt aber einige Punkte, die dafür sprechen:

1. die Zuchten gedeihen sehr gut, z.T. schon in über 100 Generationen (in unserem Laboratorium)
2. für Calliphora läßt sich den Angaben von Steiner (1942) entnehmen, daß Temperaturen um 30°C zu großen Verlusten bei Larven und Puppen führen, was auch wir bestätigen konnten (Meyer, unveröffentlicht)
3. für Lucilia stimmen die von Evans (1935 a, b) gezeigten Optimumskurven bei ca. 30° mit unserer bewährten Zuchttemperatur überein.

Zumindest für die Freßlarven dürften also unsere Zuchttemperaturen den Optimal-Temperaturen recht nahe kommen. Eine gute Übereinstimmung von TP und optimaler Entwicklungstemperatur wird von Thomsen und Thomsen (1937) für die Larven von Musca domestica angegeben.

Vergleicht man die TP der Freßlarven mit den Substrattemperaturen (z.T. in Kap. 2.2.2. aufgeführt) im Verlauf der Entwicklung der NZ, so stimmen die Werte des Stadiums I und wohl auch des Stadiums II (s.o.) mit den Umgebungstemperaturen der L3-Freßlarven bei allen 3 Arten überein. Ob beim Erreichen dieser Temperatur in der Zucht eine verhaltensmäßige Regulation, z.B. durch eine Auflösung der Ansammlung, erfolgt, bedarf weiterer Untersuchungen.

Inwieweit bei den Calliphoridenlarven wegen der fast identischen Werte der TP für die jüngeren Freßlarven und der entsprechenden "echten Zuchttemperatur" (Substrattemperatur) eine Beeinflussung durch die Adaptation der Laborzuchten an die Aufzucht-Temperaturen vorliegt, kann erst nach Experimenten mit Wildstämmen beurteilt werden. Da eine kurzfristige Akklimatisation das TP nicht oder nur in geringem Ausmaß zu verändern scheint, dürfte ein Vergleich der (ebenfalls unter standardisierten Bedingungen aufzuziehenden) jüngeren Freßlarven, z.B. bei der einheimischen C. vicina, gut möglich sein.

2. Akklimatisation

Bei adulten Fliegen fanden Zwicky (1949) und Nieschulz (1934) nach ca. 1 Tag eine geringe Erhöhung des TP der an höhere Temperaturen akklimatisierten Tiere. Eine länger andauernde Akklimatisation (5 Tage) führte nach Nieschulz (1934) zu einer Senkung des TP, eine Beobachtung, die auch Deal (1941) bei Tribolium confusum Duval (Tenebrionidae, Coleoptera) machte.

Auch bei unseren Versuchen fällt bei einem Vergleich der TP der AZ und der NZ (unter Berücksichtigung der Entwicklung) auf, daß die TP fast übereinstimmen, aber ebenfalls eine schwache Tendenz der bei tieferen Temperaturen aufgezogenen Tiere zu höheren TP vorliegt.

3.5. Zusammenfassung

Die Thermopräferenda von drei Freßlarven-Altersstufen sowie die (z.T. nur ungefähre) Lage der Thermopräferenda von drei Wanderlarven-Altersstufen (Erfassung der ältesten Altersstufe als Puppen) der drei unterschiedlich adaptierten Calliphoriden Callitroga macellaria, Lucilia cuprina und Calliphora vicina wurden bestimmt. Bei C. macellaria und L. cuprina erfolgte dies zusätzlich mit einer anders akklimatisierten Aufzucht an 1 bzw. 3 Freßlarven-Altersstufen.

1. Zur Bestimmung der Thermopräferenda der Larven fakultativ parasitischer Calliphoriden in einer Temperaturorgel mit Doppelgradient und unter Verwendung von Substrat wurde - aufbauend auf Versuche von Thomsen und Thomsen (1937) - eine Methode entwickelt, die zumindest bei den Freßlarven gut anwendbar ist.

2. a) Im Verlauf der Freßlarvenentwicklung (zumindest während der ersten 50%) verändert sich das Thermopräferendum wahrscheinlich nicht. Bevor die Tiere das Fleisch verlassen, sinkt es jedoch ab und kennzeichnet den Übergang zu den Wanderlarven.
   b) Die Thermopräferenda der jüngeren Freßlarven stimmen ungefähr mit den Temperaturen überein, die bei den normalen Aufzuchten maximal auftreten (vergl. Kap. 2.2.2.).
   c) Bei den Wanderlarven dürfte gegenüber den Freßlarven das Thermopräferendum deutlich niedriger liegen und eventuell zu Beginn der Verpuppung wieder höhere Werte erreichen.

3. Bei einer Senkung der Akklimatisationstemperatur um 7 bzw. 14°C (auf 23°C) tritt kein niedrigeres Thermopräferendum auf. (Eventuell bewirkt sie eine Tendenz zu etwas höheren Temperaturen.)

4. Die dem natürlichen ökologischen Milieu entsprechenden unterschiedlichen Ansprüche der drei Arten in bezug auf die Zuchttemperatur spiegeln sich v.a. am Anfang der Freßlarvenentwicklung recht deutlich in den verschiedenen Thermopräferenda wider (Stadium I: C. macellaria: 37,5 bis 39,5°C; L. cuprina

33,0 bis 35,0°C bzw. 33,5 bis 35,5°C (23°C - Aufzucht);
C. vicina: 24,5 bis 27,0°C).

4. Die Unterkühlungspunkte unterschiedlich adaptierter und akklimatisierter Calliphoriden im Verlauf der Ontogenie

4.1. Einleitung:

Bei einer Abkühlung von Wasser gefriert dieses normalerweise nicht - wie meistens angenommen - bei $0^{o}C$, sondern es tritt eine Unterkühlung unter den Gefrierpunkt auf. Deren Ausmaß hängt von der Zeitdauer und Intensität der Abkühlung und der Art und Anzahl der im Wasser befindlichen Kristallisationskerne ab. So zeigte u.a. Mason (1956), daß sehr reine Wassertropfen von nur wenigen Mikron Durchmesser erst bei $-40^{o}C$ gefrieren. Dieser Wert kann nach seinen theoretischen Überlegungen nicht viel unterschritten werden. Um reines Wasser fast ohne Unterkühlung gefrieren zu lassen, mußten Young und Van Nicklen (1913) darin sehr kräftig einen Metallstift gegen eine Metallplatte stoßen und so lt. Wylie (1953) durch "large instantaneous negative pressures" einen Kristallisationskern erzeugen.

Eine Unterkühlung bei Insekten konnte Réaumur (1736/1737) wohl als erster beobachten. Dagegen gelang es Bachmetjew als erstem (1898, 1899; Zusammenfassung 1901, 1907), Unterkühlungspunkte (UP) genau zu messen und sie in Bezug zur Ökologie der Tiere zu setzen. Zwar sind inzwischen eine Reihe von Arbeiten über UP von Insekten erschienen (Zusammenfassung s. Mellanby, 1959; Salt, 1961c, 1964; Asahina, 1966, 1969), aber nur selten wurden UP-Änderungen im Verlauf der gesamten Ontogenie durch die Untersuchung mehrerer Altersstufen bei mehr als einem Entwicklungsstadium verfolgt, z.B. von Salt (1936) an Ephestia kühniella (Z.) und - als einzige Arbeit an Dipteren - von Ring (1972) an Lucilia sericata (Meig.). Solche Untersuchungen an nahe verwandten, jedoch unterschiedlich adaptierten und/oder akklimatisierten Insekten sind nach unserer Kenntnis noch nicht durchgeführt worden.

Durch die folgenden Versuche sollten also weitere Aufschlüsse über den Einfluß von Adaptation und Akklimatisation auf den UP erzielt werden, wobei als Interpretationshilfe der Ergebnisse

bei zwei unterschiedlich akklimatisierten Aufzuchten von L. cuprina der Hämolymph-Gefrierpunkt der Larven zusätzlich bestimmt wurde. Hierzu sind uns zwar einzelne Arbeiten an Dipteren bekannt, z.B. Croghan und Lockwood (1960) und Prusch (1973), ohne daß aber verschiedene larvale Altersstufen erfaßt wurden.

4.2. Material und Methoden

4.2.1. Untersuchte Aufzuchten und Stadien

4.2.1.1. Untersuchte Aufzuchten und Stadien bei der Bestimmung des Unterkühlungspunktes:

Die Bestimmung des UP erfolgte an den normalen Aufzuchten, d.h. bei üblicher Zuchttemperatur, (NZ; s. Kap. 2.2.1.) der drei Arten und den nach der Eiablage bei 23°C aufgezogenen (akklimatisierten Aufzuchten: AZ) von L. cuprina und C. macellaria (s. Kap. 2.2.). Eine weitere Standardisierung wurde durch folgende Maßnahmen erzielt:

1. Die Messung der E i e r erfolgte immer ca. 10 min nach der Eiablage.

2. Bei Versuchen mit L a r v e n, die sich kurz vor der jeweiligen Häutung befanden, wurde die Entwicklung der neuen Stigmen als Standardisierungskriterium herangezogen, so daß bei der Auswertung die Werte gleich weit entwickelter Tiere verwendet werden konnten.

a) bei Tieren vor der L1/L2-Häutung erfolgte die Überprüfung wegen der Austrocknungsempfindlichkeit erst nach dem Versuch;

b) bei Larven vor der L2/L3-Häutung wurden für den Versuch immer gleich weit entwickelte Tiere ausgewählt.

3.a) Bestimmungen an weißen P u p p e n, die kurz zuvor unbeweglich geworden waren und die nach der Nomenklatur von Hinton (1946) als Vorpuppen zu bezeichnen sind (s. Kap. 2.3.), werden hierbei als 0 h-Puppen aufgeführt. Für die folgenden Altersstufen wurden die puparisierten (Becker, 1941) Tiere in 1 h-Intervallen abgesammelt und nach 24 h, 48 h usw. verwendet.

b) Bei älteren Stadien konnte durch das Puparium hindurch die Entwicklung der Extremitäten, der Augen und der Haare beobachtet und zur Standardisierung herangezogen werden. Meistens wurden die Puparien zur Kontrolle nach dem Versuch geöffnet, wobei dann ebenfalls die Geschlechtsbestimmung erfolgte.

4. Auch bei den I m a g i n e s wurden die geschlüpften Tiere in 1 h-Intervallen abgesammelt. Ihre weitere Entwicklung bis zur Bestimmung des UP (24 h, 48 h usw. nach dem Schlupf) erfolgte in durchsichtigen Plastikdosen (2,5 x 8 x 5 cm) in Gruppen von 10 - 15 Tieren bei einem möglichst ausgewogenen Geschlechterverhältnis. Den UP der 0 h-Imagines bildeten Messungen an frisch geschlüpften Tieren, deren weiche Kutikula noch nicht ausgefärbt war und deren Flügel noch nicht entfaltet waren.

Die Bestimmung der UP erfolgte bei den folgenden <u>Entwicklungsstadien:</u>

1. E i e r: Eine Einzelmessung war bei den Eiern nicht möglich. Die Gruppengröße der jeweils 18 (L. cuprina 17) Bestimmungen (6 Versuche mit je 3 Parallelmessungen) lag bei C. macellaria und L. cuprina zwischen 6 und 34 Eiern, bei C. vicina zwischen 4 und 25 Eiern. Die starken Größenunterschiede der Gruppen entstanden, weil wegen der Austrocknungsempfindlichkeit der Eier sehr schnell gearbeitet werden mußte und hierdurch manche Gruppen nach Versuchsbeginn auseinandergefallen waren.

2. L a r v e n: (Stadien kurz vor der jeweiligen Häutung (= Ecdysis), bei denen also die Apolyse schon erfolgt ist, werden nach Hinton (1958, 1968) dem folgenden Stadium zugerechnet; s. auch Kap. 2.3.):

a) L1-Larven 1 h nach dem Schlupf
b) L2-Larven (pharate) kurz vor der L1/L2-Häutung (s.o.)
c) L2-Larven nach der L1/L2-Häutung (entspricht dem Stadium I von Kap. 2.3.)
d) L3-Larven (pharate) kurz vor der L2/L3-Häutung (s.o.)
e) L3-Larven nach der L2/L3-Häutung (≙ Stadium II)
f) ältere L3-Freßlarven (≙ Stadium III)
g) junge L3-Wanderlarven (≙ Stadium IV)
h) ältere L3-Wanderlarven (≙ Stadium V)

Nur beim Stadium a) wurde bei allen Aufzuchten der UP immer an Gruppen von 3-10 Larven bestimmt. Bei den Stadien b) und c) erfolgte nur bei den ersten Versuchen eine Messung von maximal 3 Larven. Wegen der Empfindlichkeit der Kutikula wurde bei diesen 3 Stadien nach dem Versuch überprüft, ob die Tiere nicht verletzt worden waren.

Zur Bestimmung des UP wurden bei allen 8 Larvenstadien jeweils mindestens 16 Messungen durchgeführt.

3. P u p p e n: An jeweils mindestens 12 Puppen erfolgte vom Zeitpunkt der Immobilisierung der Larve (0 h) bis zum Schlupf der Imago bei mindestens 2 Aufzuchten die Bestimmung des UP in 24 h-Intervallen; bei C. macellaria NZ z.T. in 12 h-Intervallen.

4. I m a g i n e s: Sowohl bei der NZ als auch bei der AZ wurden 4 Aufzuchttypen untersucht, die sich in der Möglichkeit zur Wasser- und Futteraufnahme unterschieden:

Typ	Wasser	Futter
A	+	+
B	-	+
C	-	-
D	+	-

Vom Schlupf an erfolgte - wie bei den Puppen - in 24 h-Intervallen die Bestimmung der UP von jeweils mindestens 12 Tieren (möglichst 6 ♂♂ und 6 ♀♀); bei den B-, C- und D-Aufzuchten so lange, bis kein Tier der Aufzucht mehr lebte.

Während die einzelnen Bestimmungen der UP eines Larvenstadiums und der Eier jedesmal mit einem neuen Zuchtansatz erfolgen mußten, konnten bei den Puppen und den Imagines mehrere Bestimmungen von einem Zuchtansatz erfolgen. Wurde bei allen Versuchen einer Altersstufe nur einer verwendet, so wird dies bei der Beschreibung der Ergebnisse aufgeführt.

4.2.1.2. Untersuchte Aufzuchten und Stadien bei der Bestimmung des Hämolymph-Gefrierpunktes der Larven:

Hierbei wurden von L. cuprina NZ und AZ die Larvenstadien II, III, IV und V bei üblicher Standardisierung (s. Kap. 2.2.) untersucht.

4.2.2. Bestimmung der Unterkühlungspunkte und der Hämolymph-Gefrierpunkte

Da in der Literatur die Begriffe Unterkühlungspunkt und Gefrierpunkt (GP) manchmal gleichbedeutend verwendet werden, sollen zuerst beide unter Einbeziehung von Abb. 4.2.-1 definiert werden, wobei gleichzeitig die Grundlagen der zu ihrer Bestimmung entwickelten Methoden erklärt werden können.

Zur Bestimmung des UP (supercooling point, undercooling point) wird die Temperatur eines Organismus oder z.B. eines Wassertropfens während der Abkühlung registriert. Steigt die Temperatur durch die bei der Eisbildung freiwerdende Kristallisationswärme plötzlich an, so wird die tiefste, vor der Eisbildung erreichte Temperatur (in Abb. 4.2.-1: UP) als Unterkühlungspunkt bezeichnet. Dagegen ist der Gefrierpunkt (freezing point) die höchste Temperatur, bei der ein Organismus oder ein Wassertropfen ohne Unterkühlung gefrieren kann. Der "Betrag der Unter-

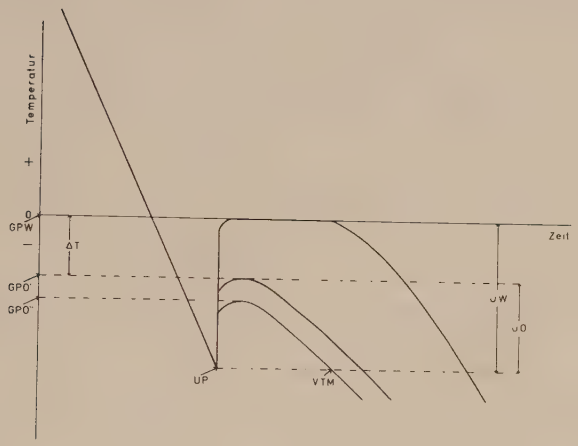


Abb. 4.2.-1: Temperaturverlauf bei einer Abkühlung von reinem Wasser oder einer wässrigen Lösung bzw. eines Organismus (Erläuterungen siehe Text)

kühlung" entspricht dem Abstand von UP und GP, d.h. in Abb. 4.2.-1 reicht er für Wasser (UW) vom UP bis zum GPW und z.B. bei einer Hämolymphuntersuchung (UO) vom UP bis zum GPO'.

Theoretisch müßte durch die Kristallisationswärme beim Gefrieren nach einer Unterkühlung der GP erreicht werden, der für Wasser bei 0°C und für wässrige Lösungen - je nach der Konzentration - entsprechend tiefer liegt. Bei Insekten dürfte eine Bestimmung des GP kaum durchführbar sein (s. Salt, 1936 S. 14/15). Nach einer intensiven Unterkühlung wird infolge der starken Wärmeabstrahlung an die Umgebung und einer unterschiedlichen Wärmeabsorption der Gewebe und z.T. auch infolge meßtechnischer Schwierigkeiten, z.B. durch die Trägheit der Temperaturfühler, nicht die Temperatur des GP (≙ GPO' in Abb. 4.2.-1), sondern eine tiefere (GPO"; rebound point) registriert. Hierbei kommt es nach einer starken Unterkühlung und/oder bei kleinen Tieren beim Gefrieren nicht zur Ausbildung eines Plateaus. Wegen der inzwischen fortgeschrittenen Abkühlung der Umgebung sinkt die

Temperatur des Insektes anschließend unter die UP-Temperatur (≙ VTM in Abb. 4.2.-1: "vitales Temperaturminimum" (Bachmetjew, 1901)).

Bei Flüssigkeitsproben, die sehr gut gegenüber ihrer Umgebung isoliert sind, kann die Messung des GP beim Gefriervorgang mit sogenannten "Kryoskopie-Geräten" durchgeführt werden. Mit ihnen wird v.a. in der Medizin die Osmolalität von Körperflüssigkeiten ermittelt. Der GP bzw. die GP-Erniedrigung (Δ T in Abb. 4.2.-1) ist linear vom osmotischen Druck abhängig, der von der Anzahl der freien Partikel einer Lösung bestimmt wird. Eine einmolare wäßrige Lösung ergibt nur bei einem nicht ionisierten Stoff $6{,}025 \times 10^{23}$ Moleküle (Avogadro-Konstante) und eine GP-Erniedrigung von $-1{,}858^{\circ}C$. Bei ionisierten Stoffen sind mehr Partikel vorhanden, die den GP weiter senken. Dieser Wert ($-1{,}858^{\circ}C$) wird von jedem beliebigen löslichen Stoff erreicht, von dem ein Osmol (d.h. $6{,}025 \times 10^{23}$ Partikel) in 1 kg Wasser gelöst vorliegt, unabhängig von der Form und Größe der Moleküle.

Bei der zweiten Möglichkeit zur Bestimmung des GP von Lösungen wird ausgenutzt, daß der GP normalerweise identisch ist mit dem Schmelzpunkt (melting point), d.h. der höchsten Temperatur, bei der noch Eis vorhanden ist. Zur Bestimmung des Schmelzpunktes wird die Lösung, z.B. Hämolymphe, in einer Kapillare gefroren und anschließend langsam bis zu der Temperatur erwärmt, bei welcher der Wechsel vom festen zum flüssigen Aggregatzustand stattfindet. Diese Bestimmung ist auch mit geringen Hämolymphmengen möglich (s. Frick und Sauer, 1973).

4.2.2.1. Bestimmung der Unterkühlungspunkte

Alle Versuche wurden mit einer speziellen Versuchsapparatur durchgeführt (Lauda-Kryomat, Typ TK 30; Siemens-Sechsfarben-Punktdrucker; Kupfer-Konstantan-Thermoelemente: Ø 0,2 mm; weitere Einzelheiten s. Kirchner und Kullmann, 1972).

Zur Immobilisierung der Larven oder Imagines wurde die dem Tier angepaßte Grube eines Styroporblocks mit Gummibändern überspannt, wobei sich die gereinigten Larven zusätzlich noch in

Säckchen aus Nylongaze befanden. Es war zu beachten, daß die Larven infolge der Behandlung nicht regurgitierten, da ein Flüssigkeitsfilm auf der Körperoberfläche nach Salt (1936, S. 15; 1958 a) einen höheren UP bewirken könnte. Sein Vorschlag, dies durch eine Narkose auszuschalten, hätte wegen der bei den einzelnen Stadien notwendigerweise unterschiedlichen Mindestnarkosedauer v.a. bei der raschen Entwicklung der Freßlarven eine andere Fehlerquelle ergeben. Ebenso könnte eine Immobilisierung der Tiere durch vorherige Abkühlung (Ring, 1972) die Bildung von Kondensationsfeuchtigkeit bewirken. Durchgeführt wurde eine genaue Beobachtung der Nylongaze sofort nach den Versuchen und eine Streichung derjenigen Bestimmungen, bei denen in der Nylongaze am Tier Eis festgestellt wurde.

Nachdem das Thermoelement so angebracht worden war, daß es dem Körper der Tiere auflag, erfolgte die Eingabe der Versuchsgefäße mit den Tieren und den Thermoelementen in das Temperierbad des Kryostaten.

Ein rasches Arbeiten sollte v.a. bei den jüngeren Freßlarven die Dehydrierung stark herabsetzen. Nach Untersuchungen von Kirchner und Kestler (1969) kann bei einer zu schnellen Abkühlung der Kühlflüssigkeit (1 bis 3°C/min) eine erhebliche Diskrepanz zwischen der Lufttemperatur des Tierbehälters und der Körpertemperatur des Tieres auftreten. Ein Zwischenwert dieser beiden Temperaturen ergibt sich bei den mit einem aufliegenden Thermoelement durchgeführten Messungen. Um den Fehler möglichst klein zu halten, wurde eine langsamere konstante Abkühlungsgeschwindigkeit von 15°C/h (0,25°C/min) gewählt (vergl. Salt, 1950, 1966 a,b).

4.2.2.2. Bestimmung der Gefrierpunkte der Hämolymphe der Larven

Die Messung des GP erfolgte mit einem "Thermoelektrischen Kühlgerät zur Kryoskopie" in Verbindung mit einem "Elektronischen-Universal-Temperatur-Meßgerät" (beide Firma Knauer).

Die abgewaschenen, trockenen Larven mußten hinter der Mundre-

gion festgehalten werden, um eine Regurgitation zu verhindern. Ohne Verletzung innerer Organe wurde dann die Kutikula im cranialen Bereich aufgerissen und die herausgeflossene Hämolymphe mit Glaskapillaren aufgenommen. Hierbei war zu beachten, daß infolge der Abwehrbewegungen der Tiere kein Kot in die Hämolymphe gelangte. Von ca. 10 Tieren (Stadium II: ca. 15 Tieren) wurde die Hämolymphe in Zentrifugenröhrchen (Ø ca. 5 mm) gesammelt, die zur Reduzierung der Melanisierung in Eiswasser standen. Die Messung des GP erfolgte immer mit einem Probenvolumen von 50 µl.

4.2.3. Auswertung

4.2.3.1. Auswertung der Untersuchungen zum Unterkühlungspunkt

Aus der Aufzeichnung der Temperatur während der Abkühlung konnte der UP ermittelt werden.

Bei den E i e r n (Gruppenmessung) waren nur Bereiche zu erkennen, innerhalb derer die Temperatur schwankte, ohne daß der UP einzelner Eier festlegbar war. Zwischen dem Umfang dieser UP-Bereiche und der Gruppengröße war keine Korrelation möglich. Für eine graphische Analyse wurden die Bereiche aller Versuche einer Art jeweils untereinander als entsprechende Strecken über einer Temperaturskala dargestellt (s. z.B. Abb. 4.3.-1). Anschließend konnte ermittelt werden, bei wieviel Prozent der Versuche sich die UP-Bereiche in 1/10°C Temperaturklassen überlagerten. Die Temperaturbereiche, in denen sich über 50% bzw. 75% der UP-Bereiche überschnitten, wurden in der jeweiligen graphischen Darstellung der UP-Bereiche der Eier zusätzlich eingetragen.

In der graphischen Darstellung der UP während der Ontogenie erfolgte sowohl bei der NZ als auch der AZ die Eintragung der 70%-Temperaturbereiche als Rechteck.

Bezieht man in die Auswertung die Anzahl der gefrorenen Eier pro 1/10°C ein, wobei vorausgesetzt wird, daß sie sich gleich-

mäßig über den UP-Bereich verteilen, so ergibt sich bei der verwendeten Gruppengröße gegenüber der obigen Auswertung kein qualitativ anderes Bild.

Sowohl bei den L a r v e n als auch den P u p p e n und den I m a g i n e s wurden aus den einzelnen UP der jeweiligen Altersstufe der betreffenden Art der Mittelwert - der im folgenden als d e r UP einer Altersstufe und Art behandelt wird - und die Standardabweichung berechnet und graphisch in Abhängigkeit von der Ontogenie dargestellt, wobei die Standardabweichung bei den Imagines zur besseren Übersicht meistens nur zu einer Seite eingetragen werden mußte.

Eine Angabe der genauen Anzahl von UP-Bestimmungen erfolgte bei den entsprechenden UP, wenn nicht die aufgeführte Mindestanzahl von Versuchen durchgeführt werden konnte.

Ferner wurde, wie von Salt (1970)zur Analyse der den UP beeinflussenden Faktoren vorgeschlagen, die Verteilung der individuellen UP in $1/2^{o}C$ Klassen überprüft. Bei diesen Histogrammen sind trotz der - v.a. bei den Imagines - geringen Anzahl von UP-Bestimmungen zumindest Trends zu erkennen, die Anregungen zu gezielten weiteren Analysen geben.

Für einen statistischen Vergleich der UP der Altersstufen oder der Arten wurde v.a. bei den Imagines nach der Überprüfung der Varianzhomogenität (F-Test; Sachs, 1974; S. 206) der t-Test verwendet (s. Tab. 4.2.-1). Angaben statistisch gesicherter bzw. nicht gesicherter Differenzen beziehen sich immer auf eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha = 0{,}05$.

Die UP der Larven konnten außerdem, weil die Stadien aller Arten - auch die der anders akklimatisierten Aufzuchten - jeweils physiologisch gleich waren, einer "Varianzanalyse mit Zwei-Weg-Klassifikation mit Wiederholung" unterworfen werden, um v.a. festzustellen, ob die Kurven parallel verlaufen. Dies erfolgte - unter Benutzung eines Fortran IV-Programmes (Quednau, persönl. Mitteil.) - an der Großrechenanlage der Universität Bonn. Da das Versuchsmaterial verhältnismäßig umfangreich war und der Test sehr genau ist, sind z.B. eventuelle Abweichungen von der Parallelität unbedeutend. (Wie in der Stati-

Stichprobenumfänge	Varianzen	
	gleich: $\sigma_1^2 = \sigma_2^2$	ungleich: $\sigma_1^2 \neq \sigma_2^2$
gleich: $n_1 = n_2 = n$	$\hat{t} = \frac{\lvert\bar{x}_1 - \bar{x}_2\rvert}{\sqrt{\frac{s_1^2 + s_2^2}{n}}}$ $FG = 2n - 2$	$\hat{t} = \frac{\lvert\bar{x}_1 - \bar{x}_2\rvert}{\sqrt{\frac{s_1^2 + s_2^2}{n}}}$ $FG = n - 1 + \frac{2n - 2}{\frac{s_1^2}{s_2^2} + \frac{s_2^2}{s_1^2}}$
ungleich: $n_1 \neq n_2$	$\hat{t} = \frac{\lvert\bar{x}_1 - \bar{x}_2\rvert}{\sqrt{\left[\frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2}\right] \cdot \left[\frac{(n_1 - 1)s_1^2 + (n_2 - 1)s_2^2}{n_1 + n_2 - 2}\right]}}$ $FG = n_1 + n_2 - 2$	$\hat{t} = \frac{\lvert\bar{x}_1 - \bar{x}_2\rvert}{\sqrt{\frac{s_1^2}{n_1} + \frac{s_2^2}{n_2}}}$ $FG = \frac{\left(\frac{s_1^2}{n_1} + \frac{s_2^2}{n_2}\right)^2}{\frac{\left(\frac{s_1^2}{n_1}\right)^2}{n_1+1} + \frac{\left(\frac{s_2^2}{n_2}\right)^2}{n_2+1}} - 2$

Tab. 4.2.-1: t-Tests für den Vergleich zweier Mittelwerte unabhängiger Stichproben aus angenähert normalverteilten Grundgesamtheiten (aus Sachs, 1974; S. 214) (x = Mittelwert (≙ UP); s^2 = Varianz; n = Stichprobenumfang (≙ Anzahl der Bestimmungen); FG = Freiheitsgrad)

stik üblich, kann aber nur sicher ausgesagt werden, daß eine Nullhypothese nicht abzulehnen ist, daß also z.B. Parallelität nicht ausgeschlossen werden kann). In diesem Test können aber nur Versuche mit einer identischen Anzahl von Bestimmungen (hierbei 16) verglichen werden. Die Festlegung der zu streichenden Werte (maximal 10) erfolgte mit Hilfe von Zufallszahlen (Weber, 1967, S. 654). Für den graphischen Vergleich der UP während der Larvalentwicklung (Abb. 4.3.-10) wurden aber wieder alle Werte verwendet, außerdem noch die der 0 h-Puppen.

4.2.3.2. Auswertung der Untersuchungen zum Hämolymph-Gefrierpunkt

Aus den Ablesungen konnte mit Hilfe einer Eichkurve der osmo-

tische Druck (m osmol) ermittelt werden, aus dem für die weitere Auswertung die Berechnung des GP erfolgte (1 osmol ergibt -1,858°C; s. Kap. 4.2.2.). Anschließend wurde der jeweilige Mittelwert nebst Standardabweichung aus den GP der einzelnen Stadien bestimmt.

Für einen Vergleich zwischen den entsprechenden Stadien und Aufzuchten erfolgte die Anwendung des t-Tests nach Student (s. Tab. 4.2.1).

4.3. Ergebnisse

4.3.1. Die Unterkühlungspunkte in Abhängigkeit von der Ontogenie

4.3.1.1. Callitroga macellaria (37/30°C; NZ):

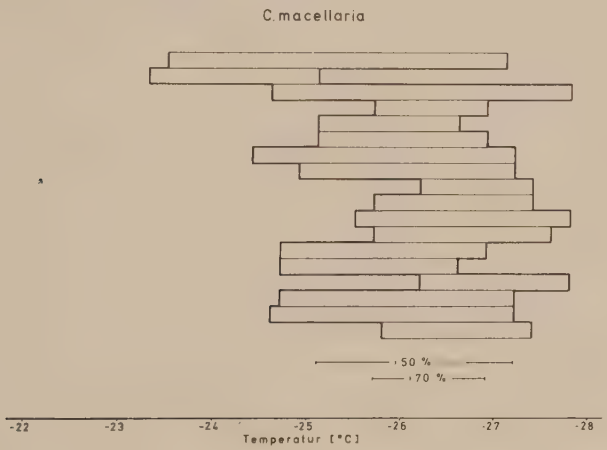


Abb. 4.3.-1: Unterkühlungspunkte der Eier von C. macellaria (Unterkühlungspunktbereiche aller Versuche untereinander dargestellt; Erklärung s. Kap. 4.2.3.1.)

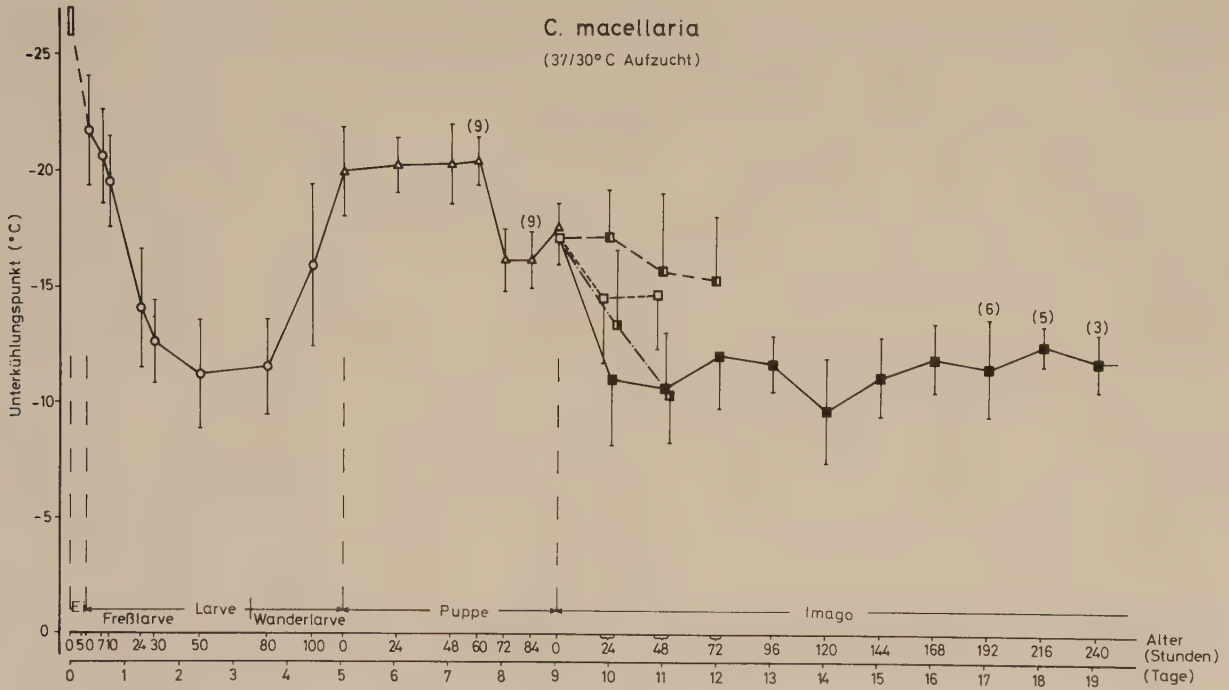


Abb. 4.3.-2: Abhängigkeit der Unterkühlungspunkte (Mittelwert und Standardabweichung) von der Entwicklung bei C. macellaria NZ (37 /30°C):
1. Eier: 70% Bereich ▯ ; 2. Larven: ○ ; 3. Puppen: △ ; 4. Adulte:
A) mit Wasser, mit Futter: ■ ; B) ohne Wasser, mit Futter: ◨ ;
C) ohne Wasser, ohne Futter: □ ; D) mit Wasser, ohne Futter: ◧

Die E i e r von C. macellaria (Abb. 4.3.-1) besitzen den tiefsten UP aller Stadien dieser Art. Sie gefrieren bei einer Abkühlungsgeschwindigkeit von 0,25°C/min erst im Temperaturbereich von -23,3 bis -27,8°C, wobei sich über 50% der UP-Bereiche der einzelnen Versuche (s. Kap. 4.2.3.1.) von -25,1 bis -27,2°C, über 70% von -25,7 bis -26,9°C überschneiden.

Die Darstellung der UP während der Entwicklung (Abb. 4.3.-2) nimmt bei den L a r v e n einen parabelähnlichen Verlauf mit -21,7°C (1h) als Ausgangswert, einem Scheitelpunkt vor dem Ende der Freßlarvenperiode (50h: -11,2°C) und einem Endwert von -20,1°C für die frisch puparisierten Tiere.

Der UP der P u p p e n bildet von 0 h bis 60 h mit -20,1 bis -20,5°C im Bereich der UP der L1-Larven ein Plateau. 24 h vor dem Schlupf folgt ein starker Anstieg um 4°C auf -16,3°C (72 h), der in den letzten 12 h vor dem Schlupf in einen leichten Abfall auf -17,7°C (96 h) umschwenkt.

Frisch geschlüpfte I m a g i n e s besitzen einen geringfügig höheren UP von -17,3°C (Differenz nicht signifikant). Bei der A-Aufzucht mit Wasser und mit Futter (++; ■) (alle untersuchten Tiere stammten von einem Zuchtansatz) zeigt sich 24 h nach dem Schlupf ein starker, statistisch gesicherter Anstieg des UP auf -11,1°C. Im weiteren Verlauf liegt er - außer bei den 120 h-Imagines - zwischen -10,5 und -12,5°C, wobei ein Vergleich der aufeinanderfolgenden Stadien nur zwischen dem 96 h- und dem 120 h-UP einen signifikanten Unterschied ergibt.

Bei einer normalen Entwicklung (A-Aufzucht) besitzen also die Imagines - ab ca. 24 h nach dem Schlupf - und die Larven - vor der Beendigung der Freßperiode - die höchsten UP.

Imagines ohne Wasser, aber mit Futter (B: -+; ◨), erreichen - nach einem halb so hohen, aber ebenfalls gesicherten Anstieg bei den 24 h-Adulten (-13,5°C) - nach 48 h (-10,5°C) die Werte der A-Aufzucht, von der sich beide Altersstufen nicht signifikant unterscheiden. Werden die Tiere dagegen auch noch ohne Futter gehalten (C: --; □), so zeigt sich 24 h nach dem Schlupf ein noch geringerer, signifikanter Anstieg des UP auf -14,7°C, von dem die 48 h-alten Tiere mit -14,8°C nur gering-

fügig abweichen.

Die D-Aufzucht (+-; ◧ ; alle Tiere von einem Zuchtansatz) mit der Möglichkeit zur Wasseraufnahme ohne Futterzufuhr ergibt 24 h nach dem Schlupf keine Veränderung gegenüber den 0 h-Imagines und steigt im Verlauf der nächsten 48 h um 2°C auf -15,4°C an. Bei einem Vergleich der Altersstufen mit anderen Aufzuchttypen liegt nur gegenüber den 48 h-Imagines der C-Aufzucht eine statistische Übereinstimmung vor.

Sowohl bei den "pharate adults" kurz vor dem Schlupf als auch bei allen Altersstufen der 4 Aufzuchttypen der Imagines ist in keinem Fall ein gesicherter Unterschied der UP von ♂♂ und ♀♀ zu erkennen.

4.3.1.2. Callitroga macellaria (23°C; AZ):

Auch bei der Darstellung des UP der L a r v e n der AZ (Abb. 4.3.-3) findet sich ein parabelähnlicher Verlauf, ausgehend von -21,9°C der 1 h-Larven, gefolgt von einer Abflachung nach der L2/L3-Häutung (68 h: -9,0°C) und einem Scheitelpunkt des letzten Freßlarvenstadiums (93 h) bei -8,2°C. Das erste Wanderlarvenstadium (131 h) liegt mit -9,9°C im Bereich des UP der L2-Larven (kurz vor der Häutung) und das zweite (156 h) mit -16,1°C in dem der L1-Larven kurz vor der Häutung.

Bei der Entwicklung der P u p p e n zeigt sich 24 h nach der Puparisierung (0 h: -18,9°C) ein Anstieg auf -17,5°C. Die UP im Verlauf der folgenden 72 h liegen aber mit leicht ansteigender Tendenz wieder unter denen der 0 h-Puppen (48 h: -21,2°C; 96 h: -19,6°C). 24 h vor dem Schlupf findet sich ein weiterer stärkerer Anstieg (120 h: -15,2°C), mit dem der höchste Wert der Puppenentwicklung erreicht wird, gefolgt von einer geringen Abnahme auf -16,0°C. Beide Anstiege des UP der Puppen - 24 h nach der Puparisierung und 24 h vor dem Schlupf - liegen aber 7°C über dem höchsten UP der Larven.

Der UP der frisch geschlüpften I m a g i n e s stimmt wieder mit dem der Puppen kurz vor dem Schlupf statistisch überein.

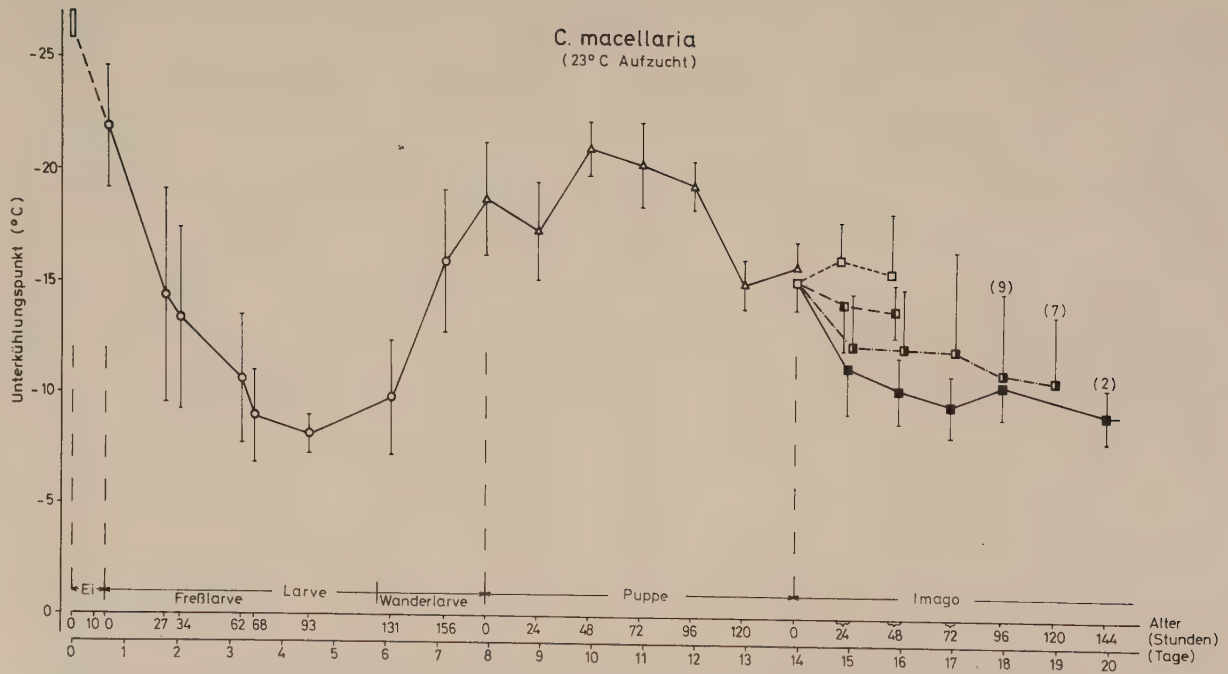


Abb. 4.3.-3: Abhängigkeit des Unterkühlungspunktes (Mittelwert und Standardabweichung) von der Entwicklung bei C. macellaria AZ (23°C) (Erklärung s. Abb. 4.3.-2)

Beide Aufzuchten mit der Möglichkeit zur Futteraufnahme besitzen 24 h nach dem Schlupf (A: -11,4; B: -12,4°C) einen signifikant höheren UP, der bei der A-Aufzucht (++; ■) im weiteren Verlauf - ohne statistische Unterschiede - zwischen -9,3 und -10,4°C schwankt. Die UP der B-Aufzucht (-+; ◨) liegen auf einem etwas tieferen Niveau, stimmen aber statistisch untereinander und - abgesehen von den 48 h-Imagines - gegenüber der A-Aufzucht überein. Bei diesen beiden Prüfmöglichkeiten liegen auch bei den ohne Futter aufgezogenen Imagines (C: --; □ ; D: +-; ◧) - außer bei den 24 h-Imagines - keine signifikanten Unterschiede vor; ebensowenig wie bei einem Vergleich der 24 h- mit den 0 h-Imagines.

Auch bei C. macellaria AZ konnten keine geschlechtsbedingten Unterschiede der UP gefunden werden.

4.3.1.3. Lucilia cuprina (30°C; NZ):

Die UP der E i e r von L. cuprina (Abb. 4.3.-4) liegen, verglichen mit den anderen Stadien, in einem sehr engen Temperaturbereich von -23,7 bis -27,4°C. Über 50% der UP-Bereiche überschneiden sich von -25,7 bis - 26,8°C, über 70% von -26,0 bis -26,6°C. Somit besitzen auch bei L. cuprina die Eier den tiefsten UP im Verlauf der Ontogenie.

Von den UP-Bestimmungen der L a r v e n (Abb. 4.3.-5) mit einem UP von -23,7°C liegen aber doch mehrere im Temperaturbereich der UP der Eier. Bei L. cuprina NZ findet sich ein starker Anstieg des UP vom ersten bis zum letzten Freßlarvenstadium (44 h: -11,7°C), gefolgt von einem ebenso starken Abfall, bei dem beide Wanderlarvenstadien (64 h: -16,8°C; 76 h: -17,5°C) zwischen den Werten der L2-Stadien liegen.

Der UP am Ende der Wanderlarvenentwicklung dürfte mit dem der 0 h-P u p p e n identisch sein. So ist bei drei kurz vor der Puparisierung untersuchten Larven (nicht in Abb. 4.3.-5 einge-

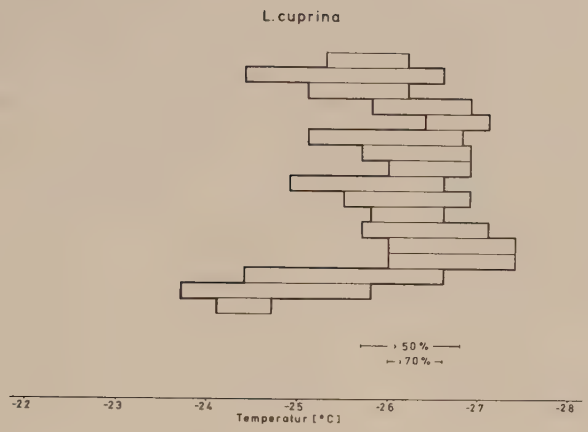


Abb. 4.3.-4: Unterkühlungspunkte der Eier von L. cuprina. (Unterkühlungsbereiche aller Versuche untereinander dargestellt; Erklärung s. Kap. 4.2.3.1.)

tragen) kein signifikanter Unterschied gegenüber den 0 h-Puppen (-20,0°C) zu erkennen. Auf deren Niveau befinden sich auch die 24 h- und 96 h-Puppen mit einem dazwischenliegenden UP-Minimum von -21,8°C. Auch bei L. cuprina NZ ergibt sich 24 h vor dem Schlupf ein starker Anstieg (120 h: -15,2°C), dem aber nur ein geringer Abfall mit nicht signifikanter Differenz folgt, was v.a. durch einen der zwei untersuchten Zuchtansätze hervorgerufen wird.

Mit einem UP von -16,0°C liegen die jungen I m a g i n e s ohne einen statistischen Unterschied nur geringfügig darunter. Sowohl die A-Aufzucht (++; ■) als auch die B-Aufzucht (-+; ◨) zeigen 24 h nach dem Schlupf einen um 5 bis 6°C signifikant höheren UP. Es schließt sich bei beiden ein geringer Abfall auf -11,3°C bzw. -11,0°C (B-Aufzucht) an, der sich bei den 72 h-Imagines der A-Aufzucht fortsetzt.

96 h nach dem Schlupf findet sich eine vorher nicht feststellbare signifikante Differenz der UP der ♂♂ und ♀♀ (11 bzw. 10

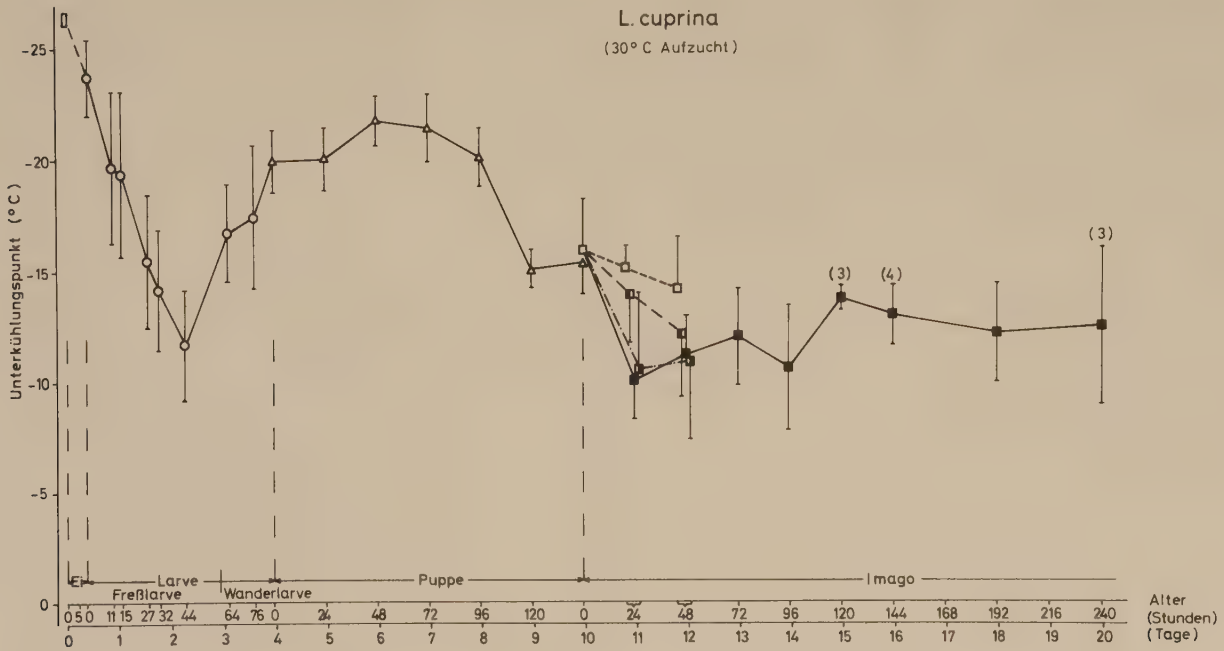


Abb. 4.3.-5: Abhängigkeit der Unterkühlungspunkte (Mittelwert und Standardabweichung) von der Entwicklung bei L. cuprina NZ (30°C) (Erklärung s. Abb. 4.3.-2)

Bestimmungen), die auch in dem Histogramm dieser Altersstufe als fast vollständige Trennung der ♂♂ und ♀♀ zu erkennen ist. Eine starke Abnahme der Unterkühlungsfähigkeit der ♀♀ bewirkt einen Anstieg der Kurve. Der UP der ♀♀ liegt mit -8,5°C um 4°C über dem der ♂♂. Ob diese Differenz im Verlauf der weiteren Entwicklung bestehen bleibt, kann nicht sicher angegeben werden, da bei den 120 h -, 144 h - und 240 h - Imagines nur ♂♂, und diese nur in wenigen Bestimmungen untersucht wurden.

Gegenüber den Aufzuchten mit Futter stimmt der UP der C-Aufzucht (--; □) und der D-Aufzucht (+-; ◧) 24 h nach dem Schlupf mit dem der 0 h-Imagines statistisch überein. Auch der weitere Anstieg der UP ist gegenüber der vorangehenden Altersstufe nicht signifikant; ebensowenig der 48 h-UP der D-Aufzucht gegenüber den UP der A- und B-Aufzuchten. Bei dieser Aufzucht ohne Futter ist ebenfalls im Gegensatz zur A-Aufzucht keine Beeinflussung des UP durch das Geschlecht der Imagines erkennbar. Hierbei ist aber auch zu beachten, daß nur bei der A-Aufzucht die Tiere länger als ca. 48 h leben.

4.3.1.4. Lucilia cuprina (23°C; AZ):

Bei der Darstellung der UP (Abb. 4.3.-6) während der L a r v a l-entwicklung zeigt sich wieder ein parabelähnlicher Verlauf. Nach einem 1 h-UP von -21,3°C wird jedoch der Scheitelpunkt vor dem Ende der Freßlarvenentwicklung erreicht (48 h: -8,6°C; 68 h: -8,7°C), und schon beim ersten Wanderlarven-UP findet sich ein starker Abfall (-11,0°C).

Bei den UP der P u p p e n (alle Tiere von einem Zuchtansatz) ergibt sich während der ersten 144 h ein wellenähnlicher Verlauf mit einem schmalen Wellental 24 h nach der Puparisierung (-19,2°C) und einem folgenden flachen Wellenberg mit Werten zwischen -20,9 und -21,7°C. Ungefähr 72 h vor dem Schlupf (144 h: -21,0°C) beginnt ein Anstieg, der 48 h später ein Maximum von -14,1°C (192 h) erreicht, gefolgt von einem Abfall mit einem Endwert von -15,4°C. Auch hierbei liegt gegenüber den frisch ge-

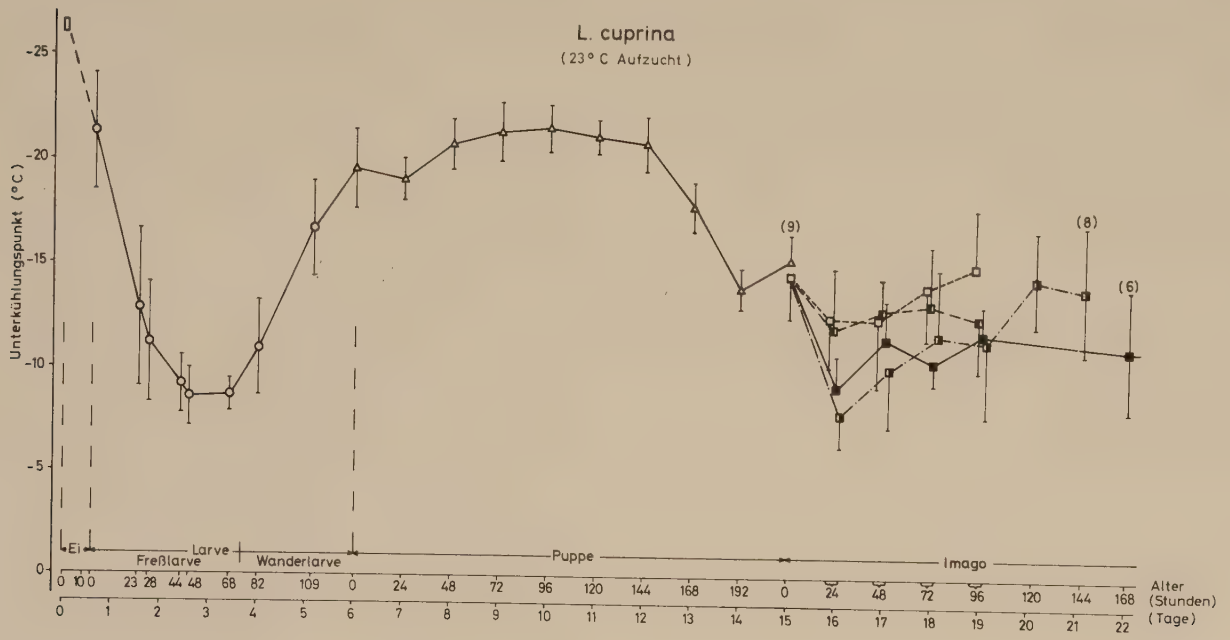


Abb. 4.3.-6: Abhängigkeit des Unterkühlungspunktes (Mittelwert und Standardabweichung) von der Entwicklung bei L. cuprina AZ (23°C)
(Erklärung s. Abb. 4.3.-2)

schlüpften Tieren kein signifikanter Unterschied vor. Alle UP der Puppenentwicklung liegen im Bereich der Werte der L1-Larven.

Eine Zugabe von Futter und Wasser bei den I m a g i n e s (A: ++; ■) hebt den UP der 24 h-Tiere gegenüber den 0 h-Imagines (-14,7°C) um 5°C auf -9,3°C. Dieser Anstieg des 24 h-UP ist unterschiedlich stark bei allen Aufzuchttypen vorhanden und unterscheidet sich in allen Fällen signifikant vom 0 h-UP. Er liegt dann im weiteren Verlauf der Entwicklung ohne signifikante Unterschiede zwischen -10,5 und -11,5°C.

Die UP der Geschlechter dieser Aufzucht unterscheiden sich nach Tab. 4.3.-1 nur wenig, was eventuell durch die geringe Anzahl der untersuchten ♀♀ bedingt ist. Die Tendenz, daß der UP der ♀♀ tiefer liegt, ist auch in dem jeweiligen Histogramm erkennbar. Hierbei liegen die UP der 72 h- ♀♀ (Differenz signifikant) unter denen der ♂♂. Bei 168 h erreichen die ♀♀ wieder einen tieferen UP. (Der UP dieses Stadiums wird nur von ♀♀ gebildet.)

Tab. 4.3.-1: Abhängigkeit des UP der Geschlechter von der Entwicklung bei L. cuprina AZ

Aufzucht	Alter (h)	Anzahl ♀/♂	UP ♀ (°C)	UP ♂ (°C)	△UP (°C)	signifikante Differenz
++	48	2/10	-11,3	-11,7	0,4	-
++	72	3/ 9	- 9,2	-11,0	1,8	+
++	96	4/ 8	-11,1	-12,3	1,2	-
-+	48	8/ 4	- 9,3	-12,0	2,7	-
-+	72	12/6	-10,1	-15,3	5,2	+
-+	96	9/ 6	- 9,4	-14,6	5,2	+
-+	120	2/ 9	-10,9	-15,4	4,5	-
-+	144	6/ 2	-13,8	-14,8	1,0	-

Bei der B-Aufzucht (-+; ◨) erreicht der Anstieg 24 h nach dem Schlupf den höchsten UP im Verlauf der Ontogenie von L. cuprina AZ - gefolgt von einem starken Abfall (48 h: -10,2°C;

72 h: -11,8°C). Die starken Schwankungen der Kurve werden durch ein unterschiedliches Geschlechterverhältnis bedingt (s. Tab. 4.3.-1). Die bei der A-Aufzucht erkennbare Tendenz, daß die ♀♀ bestimmter Altersstufen einen höheren UP besitzen, ist hier mit z.T. sehr signifikanten Unterschieden der Geschlechter (z.B. einer Differenz bei 72 h- und 96 h- (-+)-Imagines von 5,2°C) klar erkennbar.

Erhalten die Tiere weder Futter noch Wasser (C: --; □), so ist der Anstieg nach dem Schlupf nur halb so stark wie bei der A-Aufzucht (24 h: -12,6°C). Nach einem gleich hohen UP der 48 h-Imagines findet sich in den folgenden 48 h ein Abfall von 2,5°C, wobei aber ein Vergleich der aufeinanderfolgenden Altersstufen keine signifikanten Unterschiede ergibt. Dieser Abfall wird nicht durch Unterschiede der UP der Geschlechter hervorgerufen.

Die UP der D-Aufzucht (+-; ◧), bei der die Wasseraufnahme möglich ist, zeigen erst bei den 96 h-Imagines (-12,7°C) einen signifikanten Unterschied zur C-Aufzucht, wobei dieser UP dann mit denen der A- und B-Aufzucht statistisch übereinstimmt.

4.3.1.5. Calliphora vicina (23°C; NZ):

Bei C. vicina befinden sich die UP der E i e r in einem Temperaturbereich von -22,5 bis -28,0°C. Über 50% der UP-Bereiche der einzelnen Versuche überschneiden sich von -24,6 bis -26,4°C, über 70% von -25,5 bis -26,2°C.

In diesem Temperaturbereich befand sich bei der Bestimmung des UP des 1. L a r v e n stadiums (-20,6°C) keiner der Werte. Im Verlauf der weiteren Larvalentwicklung steigt der UP sowohl bei der L1-Larve (18 h: -15,5°C) als auch bei der L2-Larve (50 h: -9,6°C) um jeweils 5°C an. Dagegen beträgt der Anstieg während der L3-Freßlarvenperiode nur noch 0,6°C, um bei der anschließenden Wanderlarvenperiode (115 h: -14,2°C) wieder auf die Werte der L2-Larve und dann (140 h: -18,9°C) auf den UP der L1-Larve abzufallen.

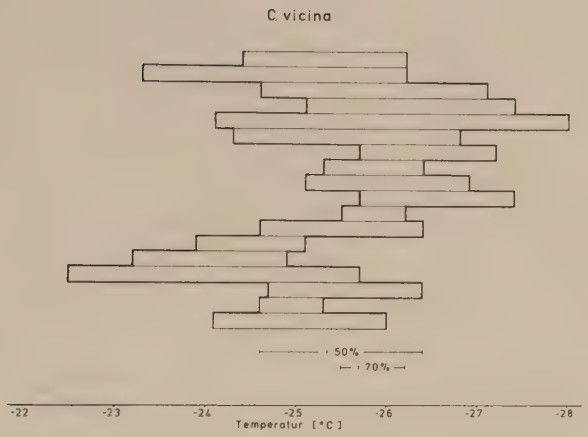


Abb. 4.3.-7: Unterkühlungspunkte der Eier von C. vicina. (Unterkühlungspunktbereiche aller Versuche untereinander dargestellt; Erklärung s. Kap. 4.2.3.1.)

Der UP der 0 h-P u p p e n (-20,3°C) stimmt sogar fast mit dem der 1 h-Larven überein. 24 h nach der Puparisierung ist der UP um 1°C angestiegen. Bei einer der 3 zur Bestimmung dieses UP verwendeten Aufzuchten betrug dieser Anstieg sogar 4°C. Der Abfall zu den 48 h-Puppen (-20,1°C) führt wieder in den Bereich der 0 h-Puppen. Während der folgenden 120 h zeigt sich insgesamt ein langsamer Abfall des UP auf -21,3°C (168 h). Anschließend ist ein zuerst steiler, dann flacherer Anstieg des UP zu erkennen, dessen Maximum 48 h vor dem Schlupf (240 h) bei -12,9°C liegt. Der folgende Abfall erreicht kurz vor dem Schlupf einen UP von -15,1°C (288 h), der wieder mit dem UP der 0 h-Imagines statistisch übereinstimmt.

24 h nach dem Schlupf der I m a g i n e s liegt sowohl bei der A-Aufzucht (++; ■) als auch bei der B-Aufzucht (-+; ◨) ein Anstieg um 5,5°C bis 6,5°C auf -10,0°C bzw. (B) -8,9°C vor.

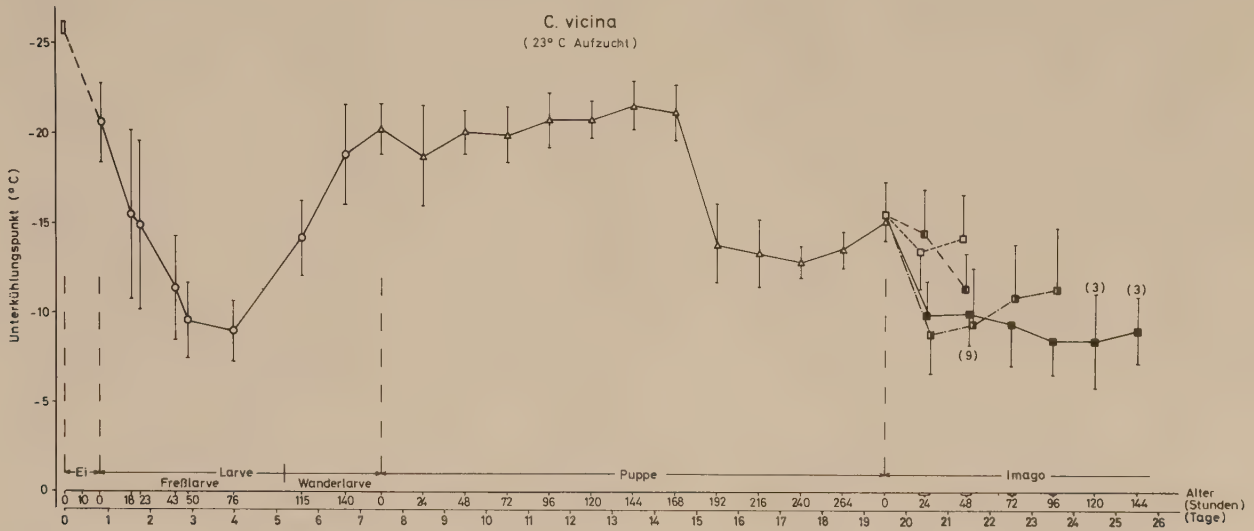


Abb. 4.3.-8: Abhängigkeit der Unterkühlungspunkte (Mittelwert und Standardabweichung) von der Entwicklung bei C. vicina NZ (23°C) (Erklärung s. Abb. 4.3.-2)

Der UP beider Aufzuchten stimmt bis 72 h statistisch überein, um dann bei der A-Aufzucht weiter anzusteigen (-8,5 bis -9,0°C), dagegen bei der B-Aufzucht auf -11,4°C abzufallen. Bei dieser Altersstufe ist die Differenz signifikant. Der Anstieg der Aufzuchttypen ohne Futter beträgt 24 h nach dem Schlupf nur 1 bzw. 2°C, wobei nur bei der C-Aufzucht (--; □) dieser Anstieg signifikant ist. 48 h nach dem Schlupf hat der UP der D-Aufzucht (-11,4°C) das Niveau der Aufzuchten mit Futter fast erreicht (Differenz nicht signifikant), während die C-Aufzucht geringfügig auf -14,2°C abgefallen ist.

Bei keiner der Aufzuchten ist eine Beeinflussung des UP durch das Geschlecht erkennbar.

4.3.1.6. Vergleich der Unterkühlungspunkte der Eier und Larven der drei Arten

Bei einem Vergleich der UP-Bereiche der E i e r der drei Arten (Abb. 4.3.-9) ist zwischen C. macellaria und L. cuprina kaum ein Unterschied zu erkennen. Sowohl die Temperaturbereiche, in denen die Eier gefrieren (C. macellaria: -23,4 bis -27,8°C; L. cuprina: -23,7 bis -27,4°C), als auch diejenigen mit mehr als 70% der UP-Bereiche der einzelnen Versuche (C. macellaria: -25,7 bis -26,9°C; L. cuprina: -26,0 bis -26,6°C) zeigen, daß hier, wenn überhaupt, dann nur geringe Unterschiede vorliegen dürften.

Gegenüber diesen beiden Arten, deren Adulte bei 28 bis 30°C aufgezogen werden (s. Kap. 2.2.), setzt sich C. vicina (Zuchttemperatur: 23°C) bei einem "70%-Bereich" von -25,5 bis -26,2°C doch etwas mehr ab.

Ein Vergleich der UP während der L a r v a l entwicklung (Abb. 4.3.-10) unter besonderer Berücksichtigung des Einflusses der A k k l i m a t i s a t i o n ergibt bei den 1 h-Larven für beide Arten keine signifikante Differenz. Aber schon die UP zur Zeit der L1/L2-Häutung zeigen einen viel stärkeren Anstieg der 23°C-Aufzuchten mit einer Differenz von 6°C bei C. macellaria

Abb. 4.3.-9: Verteilung der Unterkühlungspunktbereiche der Eier von C. macellaria, L. cuprina und C. vicina
(Erklärung s. Kap. 4.2.3.1.)

und von 6,5°C bei L. cuprina. Die an tiefere Temperaturen akklimatisierten Larven zeigen also eine geringere Unterkühlungsfähigkeit als die NZ. Diese Differenz nimmt aber im Verlauf der Freßlarvenentwicklung immer mehr bis zu einem Wert von 3°C ab, wobei die UP von L. cuprina AZ während der L1- und L2-Entwicklung höher liegen als die von C. macellaria AZ.

Vor allem bei C. macellaria findet sich schon bis zum ersten Wanderlarvenstadium eine Annäherung der Kurven, die sich anschließend noch verstärkt.

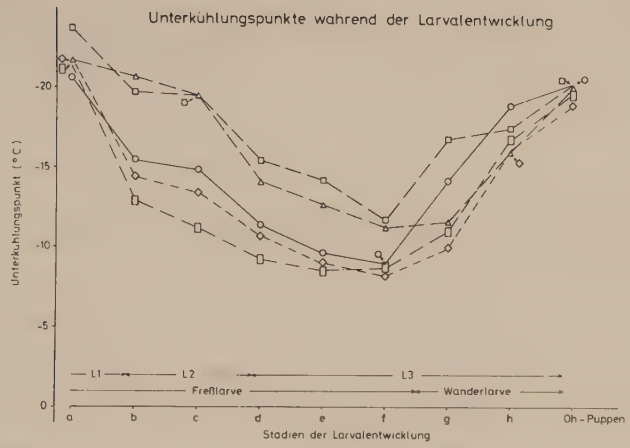


Abb. 4.3.-10: Abhängigkeit der Unterkühlungspunkte (Mittelwert) von der Larvalentwicklung bei C. macellaria NZ (△- -△), C. macellaria AZ (◇- - -◇), L. cuprina NZ (□-·-□), L. cuprina AZ (□-. . .-□) und C. vicina (○—○).

Auch bei einer Einbeziehung der unterschiedlichen A d a p t a t i o n in den Vergleich der UP zeigt die mehr kältebedürftige C. vicina keinen tieferen UP als die anderen NZ. Sie besitzt im Gegenteil von den NZ die höchsten UP im Verlauf der Freßlarvenentwicklung mit einer nur geringfügigen Abnahme der Differenz. Diese Abnahme ist auch bei einem Vergleich der 23°C-Aufzuchten zu erkennen, bei denen aber die Freßlarven von C. vicina den tiefsten UP erreichen.

Dies ergibt sich auch bei den Wanderlarven sowohl gegenüber C. macellaria NZ als auch im 2. Stadium gegenüber L. cuprina NZ, das hierbei einen 1,5°C höheren UP besitzt.

Der UP frisch puparisierter Tiere, der sich nach einer Stichprobe bei L. cuprina kaum vom UP der Larven kurz vor der Puparisierung unterscheiden dürfte, zeigt keine signifikanten Differenzen der NZ.

Aus der "Varianzanalyse mit Zwei-Weg-Klassifikation mit Wiederholung" (s. Kap. 4.2.3.1.) ergibt sich, daß nur bei den 23°C-Aufzuchten ein paralleler Kurvenverlauf nicht ausgeschlossen werden kann, signifikante Art- und Zeitunterschiede aber bei allen Aufzuchten vorliegen.

4.3.1.7. Vergleich der Unterkühlungspunkte der Puppen der drei Arten

Zum besseren Vergleich wurden die UP während der Puppenentwicklung statt in 24 h-Intervallen in Prozent der jeweiligen Zeitdauer der gesamten Puppenperiode unter Einbeziehung der Werte von Ring (1972) graphisch dargestellt (Abb. 4.3.-11).

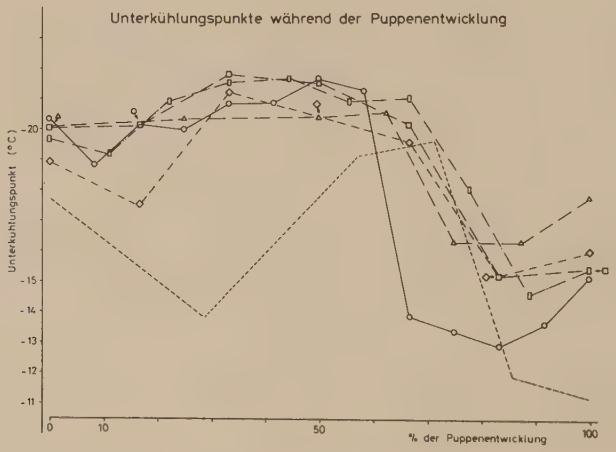


Abb. 4.3.-11: Abhängigkeit der Unterkühlungspunkte (Mittelwert) von der Puppenentwicklung bei C. macellaria NZ (△– –△), C. macellaria AZ (◇- - -◇), L. cuprina NZ (□ – · – □), L. cuprina AZ (▯ - · · - ▯), C. vicina (O———O) und L. sericata (X- - - -X). (L. sericata aus Ring, 1972; letzter Wert von frisch geschlüpften Imagines gebildet).

Ein Vergleich der einzelnen Kurven ergibt bei den unterschiedlich akklimatisierten Aufzuchten - vom Bereich der Maxima abgesehen - eine gute Übereinstimmung. UP, deren Bestimmung zur gleichen Zeit während der Gesamtentwicklung der Puppen erfolgte, zeigen höchstens eine Differenz von 1°C. Ein größerer Unterschied tritt nur bei C. macellaria auf, bei der die AZ am Ende der Puppenentwicklung einen um fast 2°C höheren UP besitzt.

Bei einem Vergleich aller Kurven ist folgender, eventuell für alle Calliphoriden-Puppen gültiger Kurvenverlauf erkennbar: Nach der Puparisierung tritt ein Anstieg des UP auf, der nach ca. 10-20% der Puppalentwicklung (bei L. sericata nach ca. 30%) ein M a x i m u m erreicht, gefolgt von einem Abfall, der sich über den UP der 0 h-Puppen hinweg fortsetzt. (Bei der schnellen Entwicklung der Puppen der NZ von C. macellaria und L. cuprina ist diese Entwicklung 24 h nach der Puparisierung (≙ 25 bzw. 15%) schon abgeschlossen.) Ab ca. 15-25% der Gesamtentwicklung, also nach dem Erreichen der 0 h-UP-Werte, ähnelt der Kurvenverlauf bis ca. 60-70% einer umgekehrten, flachen P a r a b e l, eventuell auch einem Plateau. Es schließt sich ein starker Anstieg an, der ab 70-75% abflacht, bei 80-90% sein M a x i m u m erreicht und bis zur Ecdysis der "Pharat-Adulten" wieder leicht abfällt.

Der Sauerstoffverbrauch während der Puppenentwicklung, der - abgesehen von C. macellaria NZ (Meyer, 1971) - für alle Aufzuchten bestimmt wurde (ausführliche Darstellung ist geplant), läßt keine starken Entwicklungsunterschiede erkennen, so daß bei C. macellaria NZ und L. cuprina NZ das Fehlen des 1. Maximums durch die Meßintervalle bedingt ist. Der Abfall vor dem Schlupf ist wohl bei L. cuprina NZ nur deshalb so schwach vorhanden, weil ohne erkennbare morphologische Unterschiede infolge der Schlupfrhythmik einige Tiere wahrscheinlich erst 24 h später geschlüpft wären. Dies war bei einem der beiden verwendeten Zuchtansätze bei mehreren übriggebliebenen Puppen der Fall. Bei L. sericata fehlt dieser Abfall ganz, weil Ring (1972) keine Puppen so kurz vor dem Schlupf untersucht hatte. Der zweite auffallende Unterschied, der Kurvenverlauf nach dem ersten Maximum,

wäre wohl durch den fehlenden UP der 72 h-Puppen gemildert worden.

Das bei dieser Art erst nach 30% der Gesamtentwicklung auftretende UP-Maximum deutet aber an, daß bei der generalisierten UP-Kurve durchaus eine etwas unterschiedliche Zeitdauer der drei Hauptabschnitte möglich ist. Dies zeigt auch ein Vergleich der UP von C. macellaria AZ und L. cuprina NZ, deren Puppenentwicklungsdauer gleich ist: Nach 15% der Entwicklung bildet der UP der AZ noch 1°C unter dem 0 h-UP ein Maximum, während bei L. cuprina der UP den 0 h-Wert schon erreicht hat. Einen dritten Hinweis liefert C. vicina mit einem relativ frühen und sehr starken Abfall zum letzten Maximum.

4.3.1.8. Vergleich der Unterkühlungspunkte der Imagines der drei Arten

Bei den UP der A-A u f z u c h t (Abb. 4.3.-12a) findet sich bei allen Arten 24 h nach dem Schlupf der Tiere ein starker, signifikanter Anstieg um 5 bis 6°C gegenüber den frisch geschlüpften Tieren, wobei sich die UP der Arten um maximal 2°C unterscheiden. Ab 24 h nach dem Schlupf der Imagines treten also die höchsten UP im Verlauf einer "normalen Entwicklung", d.h. ohne eine Limitierung der Möglichkeit zur Wasser- und Futteraufnahme, auf. t-Tests der jeweiligen aufeinanderfolgenden Altersstufen ergeben bei allen Arten maximal 1 bis 2 signifikante Unterschiede, die bei L. cuprina NZ und AZ auf eine je nach Geschlecht unterschiedliche Unterkühlungsfähigkeit zurückzuführen sind.

Auch die UP der 24 h-Imagines der B-A u f z u c h t (Abb. 4.3.-12 b), bei der die Tiere keine Möglichkeit zur Wasseraufnahme haben, weisen gegenüber denen der 0 h-Tiere bei allen Arten einen signifikanten Anstieg der UP auf. Gegenüber einer maximalen Differenz von 2°C bei der A-Aufzucht sind bei diesem Aufzuchttyp die Artunterschiede mit maximal 5,5°C bedeutend größer. Sie nehmen aber im weiteren Verlauf der Entwicklung bis zu den 96 h-Imagines immer mehr ab. Bei den 48 h-Tieren erfolgt dies v.a. durch eine starke Annäherung der 24 h-Extremwerte von C. macel-

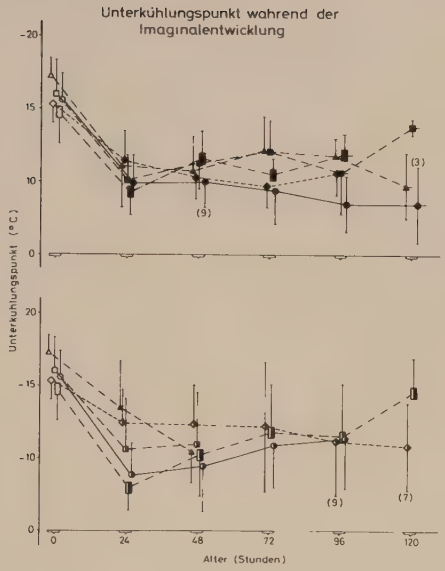


Abb. 4.3.-12: Abhängigkeit der Unterkühlungspunkte (Mittelwert und Standardabweichung) von der Imaginalentwicklung bei Aufzuchten mit Futter
a) 0 h-Imagines und A-Aufzucht (++) mit Wasser und mit Futter (Symbole ausgefüllt)
b) 0 h-Imagines und B-Aufzucht (-+) ohne Wasser und mit Futter (rechte Hälfte der Symbole ausgefüllt)
(weitere Erklärungen s. Abb. 4.3.-10)

laria NZ und L. cuprina AZ. (Die dabei auftretende Abnahme und Zunahme bilden die einzigen signifikanten Unterschiede bei einer Prüfung der aufeinanderfolgenden Altersstufen.)

Der letzte vor dem Absterben der Tiere bestimmte UP liegt außer bei L. cuprina AZ, wo er infolge unterschiedlicher UP der ♂♂ und ♀♀ abfällt (s. Abb. 4.3.-6) - zwischen -10,5 und -11,5°C und damit im Bereich der UP der A-Aufzucht.

Prüft man die UP der C-A u f z u c h t (s. Abb. 4.3.-13a), so ist jeweils zwischen den meistens etwas tieferen UP der frischgeschlüpften und denen der 24 h-Imagines bei C. macellaria NZ, L. cuprina AZ und C. vicina eine signifikante Differenz festzustellen, die bei L. cuprina AZ aber nur knapp gesichert ist. Nur bei C. macellaria findet sich ein leichter, nicht signifikanter Abfall des 24 h-UP. Dies bewirkt wahrscheinlich der 0 h-Wert, der nur von einem Zuchtansatz stammt, welcher bei der A-Aufzucht nicht untersucht wurde.

Bei einer Prüfung der UP der aufeinanderfolgenden Altersstufen stimmen im weiteren Verlauf der meist sehr kurzen Entwicklung die UP bei jeder Art statistisch überein.

Zweistichproben -t-Tests zwischen den UP der 24 h-Imagines der D-A u f z u c h t und den frisch geschlüpften Tieren (Abb. 4.3.-13b) ergeben nur bei L. cuprina AZ eine Signifikanz der geringfügigen UP-Anstiege, und nur bei C. vicina tritt eine solche während der Entwicklung, nämlich zwischen den UP der 24 h - und 48 h - Imagines, auf.

In allen Fällen ist eine unterschiedlich starke Tendenz zur Erhöhung des UP kurz vor dem Absterben der Tiere vorhanden, so daß bei diesen Altersstufen der UP fast immer über dem der C-Aufzucht liegt, manchmal schon auf dem Niveau der Aufzuchten mit Futter.

Ein Vergleich der Artunterschiede bei allen 4 Aufzuchttypen zeigt, daß die höchsten UP von L. cuprina AZ und C. vicina erreicht werden.

Zur besseren Vergleichbarkeit der Beziehungen zwischen den Aufzuchttypen werden die Ergebnisse der t-Tests in Tabelle 4.3.-2 wiedergegeben.

Der erste Vergleich zwischen den beiden Extremen - der A-Aufzucht, bei der die Tiere Wasser und Futter aufnehmen können, und der C-Aufzucht ohne diese beiden Möglichkeiten - zeigt, daß abgesehen von den 48 h-Imagines von L. cuprina AZ durch den starken Anstieg der UP der A-Aufzucht in jedem Fall eine signifikante Differenz vorliegt. Ein Vergleich der A-Aufzucht mit der D-Aufzucht (2.), bei der die Wasseraufnahme möglich ist, zeigt

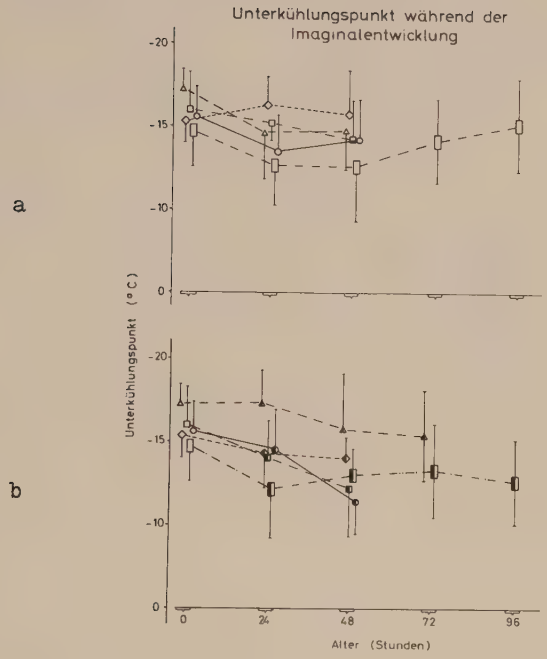


Abb. 4.3.-13: Abhängigkeit der Unterkühlungspunkte (Mittelwert und der Standardabweichung) von der Imaginalentwicklung bei Aufzuchten ohne Futter
a) 0 h-Imagines und C-Aufzucht (--) ohne Wasser und ohne Futter (Symbole offen)
b) 0 h-Imagines und D-Aufzucht (+-) mit Wasser und ohne Futter (linke Hälfte der Symbole ausgefüllt)
(weitere Erklärungen s. Abb. 4.3.-10)

eine solche gesicherte Differenz nur bei den 24 h-Imagines. Anschließend findet sich bei drei Aufzuchten eine statistische Übereinstimmung, und zwar dann, wenn die Tiere nur noch kurze Zeit lebensfähig sind. Dies spiegelt den Anstieg des UP bis in die Nähe der A-Aufzucht wider, der bei der letzten vor dem Absterben untersuchbaren Altersstufe auftreten konnte.

Dieser Einfluß der Futter- und Wasseraufnahme ist auch bei einem Vergleich der B-Aufzucht mit der C- (3.) oder D-Aufzucht

(4.) erkennbar, wobei aber hierbei diese Beziehungen durch mehr Ausnahmefälle nicht so klar sind.

Ein Vergleich der beiden Aufzuchten mit Futter (5.) und der beiden ohne Futter (6.) zeigt fast immer eine statistische Übereinstimmung der UP.

Tab. 4.3.-2: Ergebnisse der Zweistichproben-t-Tests zwischen den Aufzuchttypen bei den jeweiligen Altersstufen und Arten.
1: C. macellaria NZ; 2: C. macellaria AZ;
3: L. cuprina NZ; 4: L. cuprina AZ;
5: C. vicina
+: Differenz signifikant (α = 0,05%)
-: Differenz nicht signifikant
(): UP der ♂♂ und ♀♀ unterschiedlich, deshalb t-Test auf Gesamt-UP nur bedingt anwendbar
++, -+, --, +-: Aufzuchttypen A,B,C,D

Vergleich der Aufzuchten	Altersstufen und Arten: 24 h					48 h					72 h					96 h				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1. ++ und --	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+			(+)					+		
2. ++ und +-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+		(+)					-		
3. -+ und --	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+			(+)					(+)		
4. +- und -+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	-			(-)					(-)		
5. ++ und -+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-		-	(-)	-			-	(-)	+	
6. +- und --	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+			-					+		

4.3.2. Der Gefrierpunkt der Hämolymphe von L. cuprina NZ (30°C) und AZ (23°C) während der Larvalentwicklung

Der Kurvenverlauf der Hämolymph-GP (Abb. 4.3.-14) ist bei der 30°C- und der 23°C-Aufzucht gleichartig: Während der Freßlarvenentwicklung fällt der GP, und zwar bei der NZ doppelt so stark (von -0,772 auf -0,813°C; Differenz signifikant) wie bei der AZ (von -0,765 auf -0,787°C; Unterschied nicht signifikant). Anschließend folgt bei den Wanderlarven ein bei beiden Aufzuchten signifikanter Anstieg über den GP der jungen L3-Freßlarven

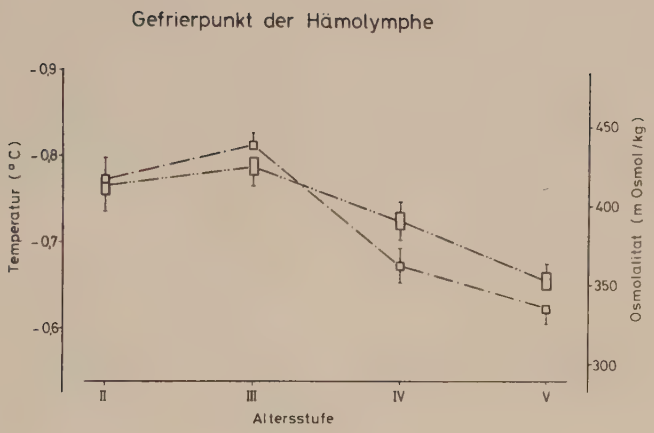


Abb. 4.3.-14: Abhängigkeit des Hämolymph-Gefrierpunktes (Mittelwert und Standardabweichung) von der Larvalentwicklung bei L. cuprina NZ (□—·—□) und L. cuprina AZ (□— · · —□) (Erklärung der Stadien s. Kap. 2.3.)

(Stadium II) hinweg.

Zweistichproben-t-Tests zwischen den GP gleicher Stadien der 30°C- und 23°C-Aufzucht ergeben nur bei den Wanderlarven gesicherte Unterschiede. Beim letzten Freßlarvenstadium (III) liegt ein solcher signifikanter Unterschied nur bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von α = 0,10 vor. Es tritt also nach einem statistisch gleich hohen Ausgangswert eine Tendenz zu einem tieferen GP des letzten Freßlarvenstadiums der 30°C-Aufzucht auf. Anschließend ist aber bei dieser Aufzucht eine ca. doppelt so starke Erhöhung des GP wie bei der AZ zu erkennen. Auch das letzte Wanderlarvenstadium der 23°C-Aufzucht besitzt einen höheren GP, d.h. auch hierbei befinden sich in der Hämolymphe mehr osmotisch wirksame Partikel.

4.4. Diskussion

Die Eisbildung im Körper stellt für alle Organismen ein Risiko dar. Auf Grund der Auswirkungen des Gefrierens können sie in zwei Gruppen eingeteilt werden. Bei der zahlenmäßig größeren, von Salt (1955) als "freezing-susceptible" (gefrierempfindlich) bezeichneten Gruppe,wirkt das Gefrieren letal. Dagegen können die gefrierresistenten Organismen ("freezing-resistant"; frost-resistant; frost-hardy) das Gefrieren und Auftauen - z.T. sogar mehrmalig - überleben.

Die g e f r i e r r e s i s t e n t e n Organismen überwintern meistens in exponierten Lagen, wobei sie nicht nur tieferen Temperaturen, sondern auch größeren Temperaturschwankungen ausgesetzt sind. Nach Asahina (1966) und Cloudsley-Thompson (1970) sind es v.a. Larven und Puppen in der Diapause. Aber auch an adulten Carabiden konnten Baust und Miller (1969) eine Gefrierresistenz feststellen, die außerdem nur saisonal bei den überwinternden Tieren auftritt (s. auch Payne, 1926 a,b). Eine sehr ausgeprägte Gefrierresistenz fanden Scholander et al (1953 b) und Leader (1962) auch bei einer Tiergruppe, die sich nicht in der Diapause befand, und zwar bei aktiven, fressenden Chironomiden der Arktis bzw. der Tropen.

Bei den Gefrierresistenten ist eine starke Unterkühlungsfähigkeit nicht unbedingt zum Überleben notwendig, so daß der UP kaum mit der Ökologie korrelierbar sein dürfte.

Die g e f r i e r e m p f i n d l i c h e n Organismen erreichen eine bessere Überlebensquote entweder durch eine Senkung des UP oder durch eine Überwinterung in geschützten Bereichen, zum Beispiel unter der Erde oder dem Schnee, wo die Umgebungstemperatur nicht unter den UP sinkt (Temperaturgradienten des Bodens s. Mail, 1932).

Vor allem Senkungen des UP erhöhen die Überlebenschance dieser Gruppe, so daß schon sehr früh versucht wurde, eine Beziehung zu finden zwischen niedrigen UP und der Fähigkeit, in kalten Klimazonen zu überleben. Aus diesem Grund wurden unsere Untersuchungen an drei verschieden adaptierten und akklimatisierten

Calliphoriden durchgeführt, wobei zuerst festzustellen war, ob diese Arten den Gefrierempfindlichen zuzurechnen waren.

Gefrierschädigungen:

Schon Bachmetjew (1901) stellte fest, daß bei gefrierempfindlichen Insekten nicht der Beginn des Gefriervorgangs letal ist, sondern daß das "v i t a l e T e m p e r a t u r m i n i m u m", d.h. die Letaltemperatur, erst dann erreicht war, wenn die Temperatur der Tiere nach dem durch die Eisbildung erzielten Temperaturanstieg (s. Abb. 4.2.-1) mindestens beim Wert des UP (≙ VTM in Abb. 4.2.-1) angelangt war. In der Natur dürfte der einsetzende Gefriervorgang wohl kaum gestoppt werden, so daß der Organismus dann, wenn der UP einmal erreicht ist, auch gefriert. Bei gefrierresistenten Insekten können ebenfalls verstärkt Kälteschädigungen, z.B. als Zunahme der Letalität, auftreten, wenn nach dem Gefrieren ein weiterer Temperaturabfall erfolgt und/oder wenn die Tiere längere Zeit gefroren bleiben. Eine klare Abgrenzung der gefrierresistenten Gruppe ohne Einbeziehung der Dauer des gefrorenen Zustandes ist also nicht möglich. Deshalb sollten diejenigen Organismen der gefrierempfindlichen Gruppe zugeteilt werden, bei denen nach dem Gefrieren des Körpers - und nicht nur eines Organs (s. Ohyama und Asahina, 1972) - die Körpertemperatur die UP-Temperatur wieder erreicht hat (≙ VTM in Abb. 4.2.-1). Innerhalb der beiden Gruppen können bei natürlichen Kälteeinwirkungen starke Unterschiede auftreten.

Bei dieser Definition sind alle untersuchten Altersstufen und Arten eindeutig der Gruppe der gefrierempfindlichen Organismen zuzuordnen.

Eine Zuordnung der Organismen, bei denen solche Schädigungen auftreten, zur Gruppe der kälteempfindlichen Tiere, die von manchen Autoren von den Gefrierempfindlichen abgetrennt werden, wäre möglich, wenn zu den letzteren nur die Organismen gerechnet werden, deren Abtötung bzw. letale Störung der Entwicklung erst durch den Gefriervorgang (Erreichen des "vitalen Temperaturminimums (≙ VTM in Abb. 4.2.-1)) erfolgt. Da aber auf Grund der individuellen Streuung der Unterkühlungspunkte kein Aufwärmen der

Tiere nach einer Abkühlung bis kurz vor dem Beginn des Gefriervorganges möglich erscheint, dürfte eine sichere Abgrenzung der Kälteempfindlichen sehr schwierig durchzuführen sein.

Von Asahina (1966, S. 462) wurde eine Abhängigkeit der Gefrierschädigungen von der Zeitdauer des gefrorenen Zustandes beschrieben, die ebenfalls bei unseren Versuchen beobachtet werden konnte. Das Unterbrechen des Gefriervorganges kann so wichtige Hinweise auf wirksame Mechanismen liefern, die zur Schädigung führen.

In den wenigen Fällen, in denen Freßlarven kurz nach dem Einsetzen des Gefriervorgangs aufgetaut werden konnten, überlebten nur Larven der 23°C-Aufzuchten (bis zu 6 Tagen), ohne anschließend zur Nahrungsaufnahme oder einem weiteren Entwicklungsschritt fähig zu sein.

Bei Wanderlarven und Imagines gelang es viel häufiger, den Gefriervorgang in der Anfangsphase abzubrechen. Meistens waren anschließend unkoordinierte Muskelkontraktionen zu beobachten, seltener eine normale Koordination von Bewegungsabläufen. Nur in einem Fall erfolgte eine Puparisierung, ohne daß es zur Bildung eines "pharate-adult"-Stadiums kam. Ein ♀ erholte sich so weit, daß später eine Eiablage erfolgte. Die Eier waren aber im Gegensatz zu Untersuchungen von Laake et al (1936; C. hominivorax) nicht fertil.

Bei Gefrierresistenten und Gefrierempfindlichen ist die Frage nach der genauen Todesursache noch nicht eindeutig entschieden. Aus den vielen Darstellungen der T h e o r i e n z u m G e f r i e r t o d (z.B. Robinson, 1928 b; Uvarov, 1931 a, b; Salt, 1936; Asahina, 1969; Meryman, 1974) wurden die drei folgenden - und wichtig erscheinenden - ausgewählt. Lovelock (1953 a, b, 1954) führt die Schädigung v.a. auf die Elektrolytkonzentration zurück, die sich in den Zellen durch das Ausfrieren von Wasser stark erhöht. Levitt (1962) und Leader (1962) bezeichnen die Dehydrierung selbst, die Strukturveränderungen des Protoplasmas ergeben soll, als Hauptursache.

Wird, wie bei Asahina et al (1954), der Ort des Gefrierens zur Erklärung herangezogen, d.h. daß der Gefriertod v.a. durch intra-

zelluläres Gefrieren entsteht, so bleibt die Frage nach der eigentlichen Todesursache noch offen.

In einer ausführlichen Darstellung des Gefriervorgangs beschreibt Asahina (1969), daß nach der Eisbildung in der Hämolymphe bei gefrierresistenten Arten eine allmähliche Dehydrierung der Zelle mit einer extrazellulären Eisbildung erfolgt, während bei den Gefriersensiblen ein schnelles intrazelluläres Gefrieren auftritt.

Gestützt wird diese Hypothese auch dadurch, daß eine langsame Abkühlung, ein "Vorgefrieren" (Asahina, 1966), z.B. von Schmetterlingspuppen, oder ein vorheriges Dehydrieren (Hinton, 1960 a, b; Leader, 1962) von Chironomus-Larven zu einer Erhöhung der Gefrierresistenz führen können. Bei Mollusken der Gezeitenzone, die es überleben, z.T. zweimal täglich zu gefrieren und wieder aufzutauen, stellte Kanwisher (1959) ein extrazelluläres Gefrieren von maximal 70 bis 80% des Körperwassers fest (s. auch: Kanwisher, 1966; Newell, 1970).

Gegen die Theorie von Asahina sprechen Ergebnisse von Salt (1959 b, 1961b, 1962) und Losina-Losinsky (1967), bei denen die Tiere auch intrazelluläres Gefrieren überlebten.

Beeinflussung des UP:

Neben den Ursachen der Gefrierschädigungen wurden schon sehr früh die den UP beeinflussenden Faktoren untersucht, z.B. von Bachmetjew (1901), Payne (1926 a,b, 1927 a,b) und v.a. von Salt (1936 bis 1971).

Der Beginn des Gefriervorganges - die Entstehung eines Nukleationskernes - dürfte in Organismen kaum als eine homogene Nukleation nur aus Wassermolekülen erfolgen. Wahrscheinlich ist vielmehr eine Anlagerung der unterkühlten Wassermoleküle an Partikel mit guten Nukleationseigenschaften, z.B. Gewebeoberflächen. Nach einer Nukleation kann bei einer Unterkühlung von ca. -10 bis -20°C ein Insekt in Sekundenbruchteilen hart gefroren sein.

Nach Salt (1966 a) wird der Temperaturbereich, in dem nach einer Unterkühlung das Gefrieren erfolgt, durch "intrinsic factors" festgelegt, die wir als individuelle Faktoren (Faktoren im

und am Tier) bezeichnen möchten.

Hingegen legen die "e x t r i n s i c f a c t o r s" - Unterkühlungszeit und Temperatur -, die wir als methodische (klimatische) Faktoren aufführen möchten, einen bestimmten Unterkühlungspunkt fest, indem sie die Wahrscheinlichkeit der Bildung eines Kristallisationskernes beeinflussen: Bei Cephus cinctus Nort. ergibt sich nach Salt (1966 c) pro 0,53°C Temperaturanstieg eine Verdoppelung der Zeit, die zum Gefrieren von 50% der Larven bei der jeweiligen konstanten Temperatur (-15 bis -30°C) benötigt wird; bei -27°C: 1 min, bei -24°C: 1 h, bei -15°C: ca. 1 Jahr (s. auch Kuusik, 1970). Eine Verdoppelung der Abkühlungsrate (von 1/128 bis 16°C/min) ergibt nach Salt (1966 b) eine Senkung des UP derselben Art um 0,24°C. Diese Versuche zeigen, daß zur Vergleichbarkeit von UP unbedingt eine standardisierte Abkühlungsgeschwindigkeit notwendig ist (s. Kap. 4.2.2.1.).

Die gemessenen UP, die wegen der nicht so schnellen Abkühlung kaum in der Natur erreicht werden, besitzen deshalb nur eine relative Bedeutung.

Die "i n t r i n s i c f a c t o r s" (individuelle Faktoren) wirken an der Oberfläche des Tieres (a) bzw. im Innern (b) und beeinflussen nach der Nukleationstheorie, die Salt (1958 a,c) auf die Insekten übertrug, den Beginn des Gefriervorgangs. Nach dieser Theorie wird die Nukleation durch Anzahl und Lage der effizientesten Nukleationsagentien, die Größe der Wassermasse und die Zeit bestimmt.

a) So kann eine Inokulation, bei der das Gefrieren von Flüssigkeiten auf der Körperoberfläche eine Eisbildung im Innern des Körpers induziert, eine Reduktion der Unterkühlungsfähigkeit bewirken. Ob dies geschieht, ist bei Insekten vom Aufbau der Kutikula abhängig (Salt, 1961 a, 1963; Asahina, 1969). Scholander et al (1957) fanden auch bei Fischen, die in unterkühltem Wasser mit Eis in Berührung kamen, eine Inokulation, die aber nach Gordon et al (1962) ebenfalls nicht bei allen Arten auftritt.

Nach Salt (1936) können diese inokulierenden Flüssigkeiten bei einer Verwundung oder einer Sekretion oder einer Regurgitation (Larven von Lucilia sericata) vom Tier selbst stammen

oder als Kondensationswasser bzw. Kontaktfeuchtigkeit aus der Umgebung der Tiere: 1.) Bei Verwundungen der Tiere (s. auch Robinson, 1928 a) beeinflußt sogar die Verteilung der austretenden Hämolymphe auf dem Tier den UP (Salt, 1958 c). 2.) Eine Hebung des UP infolge einer Regurgitation z.B. von ca. -11 auf -4°C konnte auch bei eigenen Versuchen mit C. macellaria-Larven festgestellt werden. 3.) Einen negativen Einfluß der Feuchtigkeit des Überwinterungsortes auf die Überlebensquote fand auch Hodson (1937). Untersuchungen von Pfadt (1947) an Hypoderma lineatum (De Villers) (Hypodermatidae, Diptera) und Cragg (1956) an "blowfly"-Larven zeigen ebenfalls, daß bei gefrierempfindlichen Organismen der Besitz einer starken Unterkühlungsfähigkeit durch eine Inokulation bedeutungslos wird. Dies kann durch Puparien und Kokons als Schutz gegen direkten Kontakt mit Niederschlägen verhindert werden (Asahina et al, 1954).

b) Ohne eine Inokulation bestimmt das Gewebe mit den stärksten Nukleationseigenschaften meistens den UP des gesamten Tieres, wobei der Darminhalt bzw. Darmstrukturen oder Änderungen der Hämolymphzusammensetzung bzw. ihres Wassergehaltes eine große Rolle spielen sollen. Schon Payne (1929) weist auf den UP-hebenden Einfluß der Nahrungsaufnahme hin, deren Bedeutung intensiv von Salt (1936, 1953) untersucht wurde. Daß fressende Stadien aber nicht immer gefrierempfindlich sein müssen, zeigen Untersuchungen von Leader (1962) bei fressenden Chironomiden-Larven. Wie Salt (1958 a) wegen einer fehlenden Erhöhung des UP von Endoparasiten zunächst annahm, sollte v.a. atmosphärischer Staub die Nukleation in fressenden Insekten beeinflussen. Später bezog er den Einfluß von Verdauungssäften bzw. der Nahrung selbst ein (1961 a,b). Dies wurde von Krunic (1971), Powell und Parry (1976) und Powell (1974, 1976) inzwischen experimentell bestätigt. Letzterer stellte nach der Nahrungsaufnahme eine Reduktion der Unterkühlungsfähigkeit bei phloemsaugenden Aphiden fest, deren Nahrungsbestandteile sehr genau analysiert wurden (Ehrhardt, 1962, 1965).

Aber nicht nur bei fressenden, auch bei nicht mehr fressenden überwinternden Insektenlarven von zwei untersuchten Arten dürf-

ten nach Salt (1966 a) Darmstrukturen bzw. Nahrungsreste als Nukleationsherd fungieren.

Meist führt eine Nukleation im Darmtrakt zum raschen, vollständigen Gefrieren des Tieres. Liegt aber eine gute Isolation des Nukleationsherdes vom übrigen Körper vor, so können zwei UP auftreten (Salt, 1936; Ohyama und Asahina, 1972).

Nach Salt (1966 a) und Asahina (1969) bestimmt die Körperflüssigkeit den UP, wenn der Gefriervorgang nicht im Verdauungssystem ausgelöst wird. Bei gefrierempfindlichen Organismen wird im Gegensatz zu den gefrierresistenten der Hämolymph-GP und damit der UP kaum durch Änderungen des Wassergehalts der Hämolymphe und/oder ihrer Bestandteile reduziert (Salt, 1959 a). Sie besitzen nach Salt (1961 c, S. 63) meistens einen Hämolymph-GP von -1 bis -2°C, der damit nur geringfügig unter die von Maluf (1939), Jeuniaux (1971) und Florkin und Jeuniaux (1974) für die Klasse der Insekten angegebenen Werte (-0,5 bis -0,9°C) abfällt.

Der UP der überwinternden gefrierempfindlichen Insekten liegt nach Salt (1955) und Asahina (1969) meistens bei ca. -20°C. Die Erniedrigung gegenüber den Sommerstadien wird nach Salt (1956, 1961 c) v.a. durch die Beendigung der Nahrungsaufnahme und eine Senkung des Wassergehaltes z.B. durch die Entleerung des Darmes und den Aufbau von Reservestoffen, die wenig Wasser enthalten, bedingt, kaum aber durch eine Dehydrierung der Gewebe.

UP unter -40°C, die nach Salt (1961 c) v.a. bei gefrierresistenten Organismen auftreten, bei denen aber auch UP von "nur" -10°C möglich sind (Somme, 1964), können bei einer Einbeziehung der Überlegungen von Mason (1956) nur durch eine GP-Senkung entstehen, wodurch der "Betrag der Unterkühlung" (|UP minus GP|) geringer als 35 bis 40°C werden muß. Dies konnte Salt (1958 b) bei Bracon cephi-Larven (Gahan) (Braconidae, Hymenoptera) mit einem UP von -47 und einem GP von -17°C belegen, wobei die Frage nach der Ursache einer solchen GP-Senkung entstand.

Wyatt und Kalf (1958) berichteten 1956 auf dem 1o. Internationalen Entomologenkongress über Analysen der Bestandteile der Hämolymphe von Lepidopteren, bei denen auch Glyzerin gefunden worden war. (s. auch Wyatt und Meyer, 1959; Wyatt, 1961, 1975)

Da Glyzerin aber als Kryoprotektor in der Medizin z.B. bei der Aufbewahrung von tiefgekühlten Geweben schon Verwendung fand, vermutete man, daß dieser Stoff für starke GP-Senkungen und v. a. für die Gefrierresistenz verantwortlich war. Zwar gelang es Salt (1957, 1958b, 1959a), in anschließenden Untersuchungen z.T. hohe Glyzerinkonzentrationen festzustellen, aber diese waren weder mit dem UP korrelierbar, noch konnte er eine Beziehung zur Gefrierresistenz aufbauen. Eine gefrierempfindliche Art besaß sogar eine höhere Glyzerinkonzentration als andere gefrierresistente. Auch Somme (1964, 1965a) stellte bei der Hälfte der untersuchten Arten keine Korrelation mit dem UP fest. Dies fanden ebenfalls Kirchner und Kestler (1969) bei individuellen Bestimmungen von UP und Glyzerinkonzentration bei Spinnen (vergl. auch Kirchner, 1973).

Beispiele für eine Senkung des UP durch eine Änderung der Zusammensetzung der Hämolymphe zeigen demgegenüber z.B. Krunic und Salt (1971) und Hansen und Kuusik (1970), wobei v.a. Glyzerin eine GP-Erniedrigung bewirken soll.

Bei Fischen des Nordmeers verhindern unter anderem Glykoproteine ein Gefrieren der Tiere. Seit der ersten Feststellung durch Scholander et al (1957 a,b) sind inzwischen schon mehrere in ihrem genauen Aufbau analysiert worden (Komatsu et al, 1970; Lin et al, 1972; Zusammenfassung s. Feeney et al, 1972; Feeney, 1974), wobei nach Raymond et al (1975) und Duman und De Vries (1976) auch ein Protein mit Anti-Gefrier-Eigenschaften (kein Kryoprotektor) auftreten kann.

Versuche von Asahina (1966, S. 478), bei denen Glyzerin injiziert wurde, ergaben nur im Vorpuppenstadium eine Verstärkung der Gefrierresistenz. Auch die Arbeit von Somme (1964) und die Zusammenfassung von Asahina (1966) zeigen, daß Glyzerin also keine resistenzsteigende Wirkung besitzen dürfte, aber trotzdem dem Einfluß tiefer Temperaturen durch eine Reihe von Wirkungsmechanismen entgegenwirken kann (s. Salt, 1961; Nordin, 1969; Baust, 1973).

Bei den gefrierresistenten Arten könnte ein Selektionsvorteil einer starken Senkung des UP durch Glyzerin vorhanden sein, wenn diese Arten mit einem tiefen UP eine weitere Temperatur-

senkung oder v.a. einen länger andauernden gefrorenen Zustand nicht so gut überleben würden, wie Arten mit einem hohen UP. Ein solcher Vergleich ist aber unseres Wissens noch nicht durchgeführt worden.

Inzwischen sind neben dem Glyzerin eine Reihe von Stoffen bekannt, die je nach der untersuchten Art alleine oder mit anderen kombiniert eine kryoprotektive Wirkung besitzen sollen, wobei gleichzeitig meistens eine Senkung des UP erzielt wird.

Als Polyole sind neben dem Glyzerin noch Sorbit (Chino, 1957; Somme, 1965 b), Threit (Miller und Smith, 1975) und Mannit (Somme, 1964, 1969) festgestellt worden. Die Entstehung dieser Polyole dürfte nach Untersuchungen von Meyer (1974; 1975; in Vorbereitung) ihre Ursache primär in einer Umsteuerung des Stoffwechsels in Richtung direkte Oxydation haben und mit einer Blockierung des Elektronentransports korreliert sein.

Außer den Polyolen wurden nach Somme (1966, 1967) und Baust (1976) v.a. die Zucker Trehalose, Glukose und Fruktose in hohen Konzentrationen gefunden.

Bei verschiedenen Zuckern ist in Versuchen mit isolierten Chloroplasten eine frostschützende Wirkung erkannt worden (Kappen und Ullrich, 1970; Heber et al, 1973; Santarius, 1973), wobei Heber und Ernst (1967) neben Zuckern auch ein Protein nachweisen konnten, welches die Membransysteme gegen die Gefrierinaktivierung schützt.

Eine Erhöhung des UP bei überwinternden gefrierresistenten L3-Larven einer Gallfliege fanden Morrissey und Baust (1976), trotz einer gleichzeitigen Erhöhung der Glyzerin-, Sorbit- und Trehalosekonzentration. Durch ein früheres Gefrieren sollen eventuell Reservestoffe eingespart werden (vergl. Atmungsmessungen von Kozhantschikov, 1938, 1939; Scholander et al, 1953a; Salt, 1958d). Eventuell wird diese Erhöhung ebenfalls durch ein Protein bewirkt, das eine Nukleation induziert und das vor kurzem bei adulten Käfern nachgewiesen wurde und das nur vor der Überwinterung und nur bei gefrierresistenten Arten auftritt, ohne aber die Gefrierresistenz zu bewirken (Zachariassen und Hammel, 1976).

UP im Verlauf der Ontogenie

Nach der Charakterisierung der gefrierresistenten und der gefrierempfindlichen Gruppen und der die Gefrierresistenz und den UP beeinflussenden Faktoren soll im folgenden versucht werden, den Einfluß dieser Faktoren auf den UP in Abhängigkeit von der Ontogenie bei den unterschiedlich adaptierten und akklimatisierten Arten darzustellen.

E i e r:

Sehr tiefe UP von -40 bis -50°C wurden bei überwinternden Eiern u.a. von Bakke (1969) und Kopvillem und Kuusik (1971) festgestellt. Somme (1965 a) fand bei Eiern von Acrolita naevana (Hb.) (Tortricidae, Lepidoptera) aus Ostnorwegen eine mögliche Adaptation gegenüber solchen aus dem klimatisch milderen Westnorwegen.

Auch die bisher untersuchten Eier cyclorrhapher Dipteren besitzen nach Ring (1972; L. sericata) mit -24°C eine im Vergleich zu den anderen Stadien relativ starke Unterkühlungsfähigkeit, die bei einer Muscide (Way, 1960) und bei den von uns untersuchten Calliphoriden etwas übertroffen wird. (Ergebnisse von Schroeder und Smith (berichtet von Laake et al, 1936) an Callitroga hominivorax sind wegen der Methodik und bei nur einer Bestimmung nicht vergleichbar.) Eine Ursache für die niedrigen UP gerade bei diesen Stadien könnte der Mangel an Nukleationskernen infolge der geringen Größe und der kaum vorhandenen Differenzierung sein.

Die zwischen den drei Arten gefundenen Differenzen lassen sich durch Gewichtsunterschiede erklären, wie es Salt (1968) auch bei isolierten Extremitäten zeigen konnte. Bei den drei untersuchten Arten legt L. cuprina (70% UP-Bereich: -26,0 bis -26,6°C) Eier, die etwas leichter (0,06 mg) als die von C. macellaria (70% UP-Bereich: -25,7 bis -26,9°C; 0,10 mg) sind, gegenüber 0,33 mg bei den Eiern von C. vicina (70% UP-Bereich: -25,5 bis -26,2°C).

So besitzt also bei den untersuchten Calliphoriden eine an niedrigere Temperaturen adaptierte Art (C. vicina) den höchsten

UP und ein nicht überwinterndes Stadium erstaunlicherweise den tiefsten UP im Verlauf der Ontogenie, was auf eine Unabhängigkeit des UP der Eier von Adaptation und Ökologie hindeutet.

L a r v e n:

UP von Dipterenlarven wurden selten bestimmt (Laake et al, 1936 (s.o.); Salt, 1936 (u.a. L. sericata: -19,6°C), 1944 (Hypoderma bovis (De Geer): -23,3°C), 1970; Hodson, 1937; Ring, 1972; Morrissey und Baust, 1976), wobei, abgesehen von den beiden letzten Arbeiten, genaue Altersangaben fehlen. Die Untersuchungen von Morrissey und Baust (1976) an einer univoltinen Gallfliege sind wegen der langen Entwicklungsdauer und eines kälteresistenten überwinternden L3-Stadiums (s.o.) nicht vergleichbar. Bei den Ergebnissen von Ring (1972) und den von uns untersuchten Calliphoriden fällt der gleichartige Kurvenverlauf auf. Die UP von L. sericata liegen aber trotz einer schnelleren Abkühlungsgeschwindigkeit um ca. 3°C höher, was durch die Fütterung mit einer Milchpulver-Hefe-Diät bedingt sein könnte. So ist nach Powell (1976) bei Aphiden ein Einfluß der Nahrungsqualität auf den UP vorhanden.

Im folgenden wird der UP im Verlauf der Larvalentwicklung mit Veränderungen des Verdauungssystems und der Hämolymphe (v. a. GP) verglichen, die hauptsächlich den UP beeinflussen dürften.

GP:

Die GP der Hämolymphe spiegeln den starken Gegensatz zwischen Freß- und Wanderlarven wider. Wie bei Galleria mellonella (Czaja-Topinska und Klekowski, 1970) ist sowohl bei L. cuprina NZ als auch AZ eine Erniedrigung des GP während der Freßlarvenentwicklung zu erkennen. Diese Zunahme von osmotisch wirksamen Stoffen dürfte aus der verstärkten Nahrungsaufnahme bzw. Resorption und Wachstumsvorgängen resultieren.

Anschließend findet sich trotz einer starken Hämolymphvolumenreduktion (Kinnear et al, 1968) ein Anstieg des GP, d.h. eine Abnahme der Anzahl von Partikeln. Diese wird bei den Aminosäuren und Peptiden (Levenbook, 1966; Evans und Crossley, 1974) und den Proteinen (Price, 1973; Kinnear und Thomson, 1975; May,

in Vorb.) durch eine Einlagerung in Gewebe, v.a. in den Fettkörper, bedingt (Martin et al, 1969, 1971; Dahlhelm, 1967 b, 1973 a). Die Erhöhung des GP ist aber viel stärker als die Abnahme dieser Stoffe, was auf die Einlagerung anderer gelöster Stoffe in die Gewebe zurückzuführen sein dürfte und/oder auf eine Synthese langkettiger Moleküle, z.B. von Proteinen, in der Hämolymphe.Dies könnte die nur bei den älteren Wanderlarven erkennbare Erhöhung der Viskosität der Hämolymphe bewirkt haben.

Eine Abnahme des GP bei einer Akklimatisation an tiefere Temperaturen, wie sie bei den Wanderlarven mit signifikanten Unterschieden von NZ und AZ auftritt, fanden u.a. Meincke (1972, 1974) bei Schnecken und Hoffmann (1973) bei Grylliden. Ob dies bei L. cuprina aber wie bei den Grylliden durch eine Reduzierung des Wassergehaltes pro Gramm Frischgewicht erfolgt, bedarf weiterer Untersuchungen. Eine Unabhängigkeit von dieser Reduzierung fand Atwal (1960 b) nur bei extremen Temperaturen mit einer Zunahme der spezifischen Dichte der Hämolymphe. Eventuell wird dies durch eine Erhöhung der Konzentration der freien Aminosäuren verursacht, die von Anders et al (1964) bei Drosophila nach einer Aufzucht bei tieferen Temperaturen festgestellt wurde.

Somme (1964, 1966) konnte eine GP-Senkung bei einer Akklimatisation an tiefe Temperaturen auf den Aufbau von Glyzerin u. ä. zurückführen (s.o.), wobei die Senkung des UP gegenüber dem GP viel stärker auftrat. Keine Korrelation von GP und UP fanden dagegen u.a. Crawford et al (1975) bei überwinternden Centipeden. Nach dem bei unseren Versuchen sogar gegensätzlichen Kurvenverlauf von UP und GP dürfte bei den Larven kaum eine Beeinflussung des UP durch den GP möglich sein.

Nahrungsaufnahme:

Wahrscheinlicher ist dagegen eine Beeinflussung des UP durch die Nahrungsaufnahme. Hierbei scheint sich die von Salt (1969) vermutete Abhängigkeit des UP von der aufgenommenen Nahrungsmenge im Falle einer - wegen der extraintestinalen Vorverdauung - relativ homogenen Nahrung ohne starke Nukleationskerne zu bestätigen, da während der Wachstumsperiode der UP ständig

zunimmt. Der "exponentielle" Kurvenverlauf würde dadurch entstehen, daß zuerst geringe Zunahmen der aufgenommenen Nahrungsmenge einen starken Anstieg des UP, die Aufnahme größerer Nahrungsmengen am Ende der Freßlarvenentwicklung aber nur noch geringe UP-Steigerungen bewirken. Eine Abhängigkeit des UP von der aufgenommenen Nahrungsmenge fand auch Krunic (1971), wenn er solitäre Bienen mit reinem Honig fütterte. War dem Honig Staub - ein sehr guter Nukleator - beigemischt worden, so war keine Korrelation möglich. Eine dem Staub ähnlich starke Nukleationsfähigkeit besitzt offensichtlich die Nahrung der Larven von Ephestia kühniella. Bei ihnen lag der UP aller Freßlarvenstadien nach Salt (1936) nach dem Beginn der Nahrungsaufnahme gleich hoch.

Starke Abnahmen des UP traten nur vor und nach den Häutungen auf (Salt,1953, 1958 c). Solche Unterschiede ergaben sich bei den Mittelwerten unserer Versuche nicht. Nur bei einer Analyse der Histogramme war manchmal vor den Häutungen eine Tendenz zu einer breiteren Verteilung der UP auf die $1/2^{o}$C Temperaturklassen zu erkennen. Erklärt werden könnte diese Tendenz eventuell durch eine gegenüber den anderen Stadien größere Streuung im Füllungszustand der Mitteldärme. Dies ergab sich bei einem Vergleich der Stadien I bis V von L. cuprina NZ und AZ (das Stadium I von L. cuprina NZ liegt nur 3h hinter der L1/L2 Häutung). Der Enddarm dagegen war bei allen Stadien häufig fast ganz leer, so daß eine Nukleation in diesem Bereich keine solchen UP-Unterschiede bewirken dürfte.

Eine einfache Abhängigkeit vom Volumen des Darminhaltes würde zwar die Unterschiede der NZ erklären, bei denen die größeren C. vicina-Larven die höchsten UP besitzen, nicht aber die noch höheren UP der AZ. Auch die im Verlauf der Entwicklung bzw. Akklimatisation zunehmende Annäherung der jeweiligen UP der unterschiedlich akklimatisierten Freßlarven beider Arten - die AZ-Tiere entwickelten sich ja erst nach der Eiablage bei 23^{o}C - spricht für einen weiteren, den UP beeinflussenden Vorgang. Ob evtl. Unterschiede der Darmpassagegeschwindigkeit oder andere Faktoren dabei wirksam werden, ist völlig offen.

Bei den Wanderlarven findet sich neben dem entgegengesetzten Kurvenverlauf von UP und GP während der Entwicklung auch ein höherer UP der 23°C-Aufzucht, im Gegensatz zu einem niedrigeren GP. Dies deutet auf die Unabhängigkeit des UP vom GP hin, wobei die Senkung des UP während der Entwicklung durch eine Abnahme der Nahrungsmenge entstanden sein könnte. Unterstützt wird diese Möglichkeit durch Untersuchungen von Bachmetjew (1900), der bei Schmetterlingen nach zweitägigem Hungern einen um 2°C tieferen UP bestimmte. Ferner fand Salt (1966 a) auch bei zwei nicht mehr fressenden Stadien eine Beeinflussung des UP durch Darmstrukturen bzw. geringe Nahrungsreste im Enddarm. Bei unserem Material wird dagegen der Enddarm keine Rolle spielen, da kein einheitlicher Trend in seinem Füllungszustand gefunden wurde. Demgegenüber tritt zumindest bei L. cuprina (NZ und AZ) eine weitere Abnahme des Mitteldarminhaltes auf, von einer teilweisen Füllung im Stadium IV bis zu geringen Resten in einigen Bereichen beim Stadium V. Ob aber wie bei den Freßlarven auch bei den Wanderlarven evtl. ein geringer Unterschied in der Menge des Darminhaltes eine relativ starke UP-Änderung - mit einem Abfall des UP um ca. 3°C vom Stadium V bis zur Verpuppung - bewirkt, muß noch untersucht werden.

Aussichtsreich für die Klärung dieses Problems erscheinen uns UP-Bestimmungen mit einer anschließenden Messung des Darminhaltes an unterschiedlich lang hungernden bzw. wieder fressenden Larven. Nach Bungard (in Vorbereitung) soll bei Freßlarven von C. macellaria im Gegensatz zu Agrotis- oder Ephestia-Larven (Salt, 1953) beim Hungern eine sukzessive, vollständige Entleerung des Darmes auftreten, mit einer ebenso sukzessiven Füllung bei erneuter Fütterung, so daß ein Einfluß bestimmter Darmabschnitte erkennbar sein müßte (vergl. Salt, 1966 a).

Sollte zumindest bei den älteren Wanderlarven nicht der Darminhalt den UP bestimmen, so bleiben GP-unabhängige Faktoren der Hämolymphe, wie z.B. Viskositätsänderungen, die bei dem geringen Hämolymphvolumen - nach Ring (1972) ist der Quotient Trokkengewicht/Frischgewicht vor der Verpuppung am größten - eine Nukleation verzögern könnte. So war es bei den GP-Bestimmungen der Hämolymphe der Wanderlarven gegenüber den Freßlarven erst

bei einer stärkeren Unterkühlung möglich, den Gefriervorgang zu initiieren.

Da die an 23°C akklimatisierten Larven meistens jeweils einen höheren UP aufweisen als die NZ und nur selten mit dieser statistisch übereinstimmen, ist sowohl bei den Freß- als auch den Wanderlarven eine Korrelation von UP und Akklimatisation auszuschließen. Auch die Adaptation hat keinen Einfluß auf die UP, denn in keinem Fall besitzt bei gleicher Altersstufe C. vicina den tiefsten, C. macellaria den höchsten und L. cuprina einen mittleren UP.

P u p p e n:

Der UP von Dipteren-Puppen wurde meistens nur bei einer oder zwei Altersstufen untersucht (z.B. Salt, 1936, 1944; Laake et al, 1936; Morrissey und Baust, 1976), wobei Salt (1958 c) eine Übereinstimmung der UP der Oh-Puppen mit denen der Eier auf eine in beiden Fällen durch Gewebe oder Hämolymphe induzierte Nukleation zurückführt. Bei einem Vergleich unserer Ergebnisse mit denen von Ring (1972) - s. auch Kap. 4.3.1.7. - fällt, wie bei den Larven, auch bei den Puppen in den meisten Bereichen ein deutlich höherer UP von L. sericata auf. Hierbei wird der Unterschied von 1°C, der zwischen den Mittelwerten zweier Versuchsserien an Puppen von C. vicina auftrat, fast immer übertroffen. Ob sich hier die unterschiedliche Ernährung der Larven auswirkte (siehe z.B. House et al, 1958; Cherry, 1959; Barlow, 1965; House, 1971 a, b; Dwivedy und Bridges, 1973), bedarf weiterer Untersuchungen.

Im folgenden soll versucht werden, bestimmte Metamorphosevorgänge (A Häutungen; B Metamorphose innerer Organe; C physiologische Veränderungen) aufzuzeigen, welche - teilweise mit Änderungen des Hormonhaushaltes korrelierbar (Shaaya und Karlson, 1965; Barritt und Birt, 1970; Young, 1976 a, b; Young und Young, 1976) - die folgenden charakteristischen UP-Änderungen bewirkt haben könnten. Die UP bilden während der Puppenentwicklung: a) ein erstes Maximum von 0 bis 25 % der gesamten Puppenentwicklung, b) ein Plateau oder ein flaches Minimum

von ca. 25 bis ca. 65% und c) ein zweites stärkeres Maximum von ca. 65 bis 100% mit einem geringen Abfall zum Schlupf hin.

Eine Zuordnung zu bestimmten Häutungsschritten wird erschwert, weil nach Fraenkel und Bhaskaran (1973) bei mehreren Arbeiten falsche Zeiten für die Larven/Puppen- oder die Puppen/Adult-Apolyse angegeben werden. Dies dürfte v.a. durch das Auftreten einer ecdysialen Membran (Whitten, 1957 a, b) und einen am Vorderende beginnenden, also nicht synchronen Verlauf der Larven/Puppen-Apolyse bedingt sein. Bei C. vicina beginnt das "pharate-pupa"-Stadium nach Dahlhelm (1967 a, 1971) bei 23°C ca. 2o h nach der Puparisierung und nach Bautz (1971) bei 25°C nach ca. 18 h, gefolgt von einer Evagination des Kopfes bei ca. 24 bis 25 h (Wolfe, 1954; 24°C). Das "pharate adult"-Stadium soll nach Wolfe (1954) bei 24°C ca. 80 h nach der Puparisierung beginnen. Entsprechende Werte für L. cuprina (Barritt und Birt, 1971) werden von Fraenkel und Bhaskaran (1973) bezweifelt.

Trotz art- bzw. rassenbedingter Unterschiede sind bei einer Umrechnung der von Fraenkel und Bhaskaran angegebenen Apolyse-Zeiten in Prozent der Gesamtentwicklung alle Apolysen schon nach ca. 30% abgeschlossen. Der erste UP-Anstieg könnte also durch die Apolysen (Exuvialflüssigkeit) hervorgerufen werden, und nach Ring (1972; L. sericata) soll der Abfall nach dem Maximum mit dem Beginn des pharate-adult-Stadiums übereinstimmen.

Neben diesen Metamorphoseschritten tritt bei den cyclorrhaphen Dipteren eine fast vollständige Metamorphose der inneren Organsysteme auf, die z.T. schon in der Praepuppenphase beginnt. Die drei Phasen der Metamorphose: Histolyse, Histogenese und Differenzierungsphase stimmen zwar in ihrem zeitlichen Verlauf (nach Agrell, 1952, 1964; Heby, 1972) gut mit der Einteilung der UP-Kurve überein, aber die Benennung dieser drei Metamorphosephasen darf - wie auch von Wyatt (1968) und Meyer (1971) betont - nicht als Beschreibung sukzessiver, bei allen Organen synchron auftretender Abbau-, Aufbau- und Differenzierungsvorgänge verstanden werden. So entsteht zum Beispiel nach Weismann (1864) bei Calliphora vomitoria (Linnaeus) und nach Perez (1910) bei C. vicina das imaginale Tracheensystem erst sehr spät. Nach

Robertson (1936) und Bodenstein (1950) wird bei Drosophila die Flugmuskulatur schon ausgebildet, wenn die larvale dorsale, abdominale Organ-Muskulatur noch vorhanden ist, und nach Whitten (1968) können sogar bestimmte, zur Ausbildung der Puppenform benötigte Muskeln sich am Anfang der "pharate-pupa"-Periode entwickeln und später - in dieser Entwicklungsphase - wieder degenerieren.

Zum Zeitpunkt der beiden UP-Anstiege tritt jeweils ein Vorgang in den Geweben auf, der evtl. über die Bildung von effizienteren Nukleationskernen den UP beeinflussen kann.

a) Nach Barritt und Birt (1971) ist bei L. cuprina die stärkste Histolyse in den ersten 24 h (0-15%) nach der Puparisierung zu erkennen. In dieser Histolysephase erfolgt v.a. eine Aufspaltung der Gewebe (Whitten, 1962) und eine Phagozytose durch Hämocyten (Kowalewsky, 1887), die nach Akesson (1953), Whitten (1964), Crossley (1968) und Böhm (1971) als sehr unterschiedliche Zelltypen vorliegen. In diesem Stadium könnten also durch bestimmte freiwerdende Gewebeoberflächen effizientere Nukleationsherde entstehen, und/oder die Wahrscheinlichkeit einer Nukleation durch die starke Oberflächenvergrößerung wird eventuell erhöht.

b) Der zweite Anstieg des UP und vor allem der erneute Abfall dürften kaum durch die nach Agrell (1952) in dieser Phase z.B. dominierende Differenzierung des Tracheensystems bzw. die cytologische End-Differenzierung beeinflußt werden. Möglich ist dagegen eine Senkung des UP durch eine Nukleation im Darminhalt, dem Meconium. Dies soll zwar nach Bodenstein (1950) nur von larvalem Darmepithel gebildet werden, aber nach Waterhouse (1950) und Whitten (1968) besteht es teilweise aus ins Lumen der Malpighischen Gefäße abgegebenen Exkreten, die nach Waterhouse (1950) erst im späteren Puppenstadium nach der Ausbildung einer Verbindung zum neugebildeten Darmkanal in den Enddarm abgegeben werden, was den abrupten Anstieg erklären würde. Der leichte Abfall des UP kurz vor dem Schlupf könnte durch eine teilweise Rückresorption des Wassers im Enddarm entstehen (vergl. Stobbart und Shaw, 1974).

Neben einer Beeinflussung des UP durch eine "Inokulation" über

die Exuvialflüssigkeit und/oder durch die Entstehung effizienterer Nukleationskerne besteht noch die Möglichkeit, daß physiologische Veränderungen, z.B. die Zusammensetzung der Hämolymphe, den UP bestimmen. Zur Physiologie und Biochemie der Metamorphose existiert eine Reihe von Zusammenfassungen (z.B. Buck und Keister, 1953; Wyatt, 1961, 1968; Agrell, 1964; Chen, 1966, 1971; Agrell und Lundquist, 1973). Daneben wurden v.a. Untersuchungen an C. vicina durch Agrell und seine Mitarbeiter und an L. cuprina durch Birt und Mitarbeiter ausgewertet.

Die Änderungen des Stoffwechsels - a) Proteine und Aminosäuren (u.a. Agrell, 1949, 1952, 1961; Finch und Birt, 1962; Levenbook und Dinamarca, 1966; Chen und Levenbook, 1966 a, b; Birt und Christian, 1969; Williams und Birt, 1972), b) Kohlenhydrate (u.a. Ludwig et al, 1964; Lindh, 1967; Crompton und Birt,1967; Tate und Wimer, 1971), c) Lipide (u.a. Ludwig et al, 1964; Pearincot, 1960; D' Costa und Birt, 1966) zeigen v.a. wegen des Aufbaus des Chitins beim Glycogen einen starken Abbau in den ersten zwei Tagen der Metamorphose. Bei den löslichen Proteinen und den Aminosäuren ergeben sich bei C. vicina und bei den Lipiden bei L. cuprina partielle Übereinstimmungen des Kurvenbildes. Hierbei ist aber zu beachten, daß Verringerungen der Lipidkonzentration gegenüber den UP-Erhöhungen mit einer Verzögerung von ca. 12 h auftreten.

Eine Übereinstimmung des zeitlichen Verlaufs des ersten Maximums und des Minimums sowie des Kurvenverlaufs im Bereich des zweiten Maximums ist bei den Untersuchungen der Polyamine von Heby (1972) v.a. beim Spermidin zu erkennen. Ob "nur" eine Beeinflussung des GP durch die Polyamin-Konzentration vorliegt, bedarf weiterer Untersuchungen.

GP-Bestimmungen der Hämolymphe wären ebenfalls notwendig zur Beurteilung des Einflusses der Aminosäuren, die nach Florkin und Jeuniaux (1971) v.a. den osmotischen Druck bei Insekten mitbestimmen, und der Blutproteine, die nach Frew (1929) und Mangum und Johansen (1975) einen kolloidalen osmotischen Druck bewirken. Hierbei sind außerdem noch Änderungen des Wassergehaltes der Hämolymphe durch die Aufnahme des Wassers in andere Gewebe (Heller und Swiechowska, 1948; Chen und Levenbook, 1966 a)

zu beachten. Falls der GP die gleichen Veränderungen wie bei Galleria mellonella aufweist (Czaja-Topinska und Klekowski, 1970), so könnte zumindest der erste UP-Anstieg von ihm verursacht werden.

Bei einem Vergleich der UP ist sowohl bei den unterschiedlich akklimatisierten als auch bei den unterschiedlich adaptierten Aufzuchten keine UP-Senkung für die Tiere erkennbar, welche bei der jeweils tieferen Temperatur aufgezogen wurden, sondern C. vicina besitzt sogar die höchsten UP des zweiten Maximums.

A d u l t e:

Einzelne UP-Bestimmungen an adulten Fliegen finden sich bei Laake et al (1936) und Morrissey und Baust (1976). Untersuchungen von Ring (1972) im Verlauf der Entwicklung sind mit denen der A-Aufzucht (mit Wasser und mit Futter) vergleichbar.

Die starke Erhöhung des UP um 5 bis 6°C bei Tieren mit der Möglichkeit der Futteraufnahme macht einen maßgeblichen Einfluß der Nahrung sehr wahrscheinlich (s. auch Barson, 1974). Bei den älteren Imagines der D-Aufzucht, die nur Wasser aufnehmen konnten, zeigte sich eine Abgabe wässrigen "Kotes", die bei den 24 h-Tieren kaum beobachtet werden konnte. Ein Anstieg des UP, wie er bei L. cuprina NZ und AZ und C. vicina auftrat, ist deshalb durch eine Steigerung des Wassergehaltes im Darm möglich.

Hierbei und auch bei den UP der anderen Aufzuchttypen sind Artunterschiede schwierig zu beurteilen. Der Trend, daß L. cuprina AZ und C. vicina meistens die höchsten und C. macellaria NZ und AZ meistens die tiefsten UP besitzen, spricht gegen einen Einfluß der Adaptation, sondern eher für Unterschiede der Wasser- und Futteraufnahme, die nach Barton Browne (1964, 1975) und Dethier und Evans (1961) zumindest bei Phormia regina und L. cuprina unterschiedlich gesteuert werden.

Im Gegensatz zu Imagines von Vorratsschädlingen (Coleoptera: Nutall, 1970; Smith, 1970), bei denen eine Korrelation von UP und Akklimatisationstemperatur auftrat, ist bei den Calliphoriden keine solche Beziehung vorhanden.

Eine Differenz der UP von ♂♂ und ♀♀ bei C. hominivorax (1°C;

jeweils 3 Bestimmungen) fanden Laake et al (1936), wobei aber Angaben über die Signifikanz fehlen. Keine Unterschiede waren dagegen von Ring (1972) bei L. sericata beobachtet worden, ebenso wie bei unseren Untersuchungen an C. macellaria und C. vicina. Dies dürfte aber nur dadurch bedingt sein, daß bei beiden Arten auch bei der normalen Zucht bei Eiablagen bedeutend weniger gravide ♀♀ vorhanden waren. Die UP-Unterschiede treten erst auf, wenn nach Williams und Birt (1972) und Foster et al (1975) die ersten Eiablagen erfolgen können, nicht aber bei den Aufzuchten ohne Futter. Hierbei erfolgt nach Mackerras (1933), Evans (1935c), Fraenkel (1940), Dethier (1961), Goodman et al (1968) und Clift (1971) keine vollständige Ovariolenentwicklung, v.a. wegen der fehlenden Proteinzufuhr.

Die unterschiedlichen UP von ♂♂ und ♀♀ müssen aber nicht unbedingt durch die Eier verursacht werden, die nach der Eiablage den tiefsten UP der gesamten Ontogenie besitzen. Auch die Geschlechtsorgane (s. Tyndale-Biscoe und Hughes, 1968) oder z.B. die Hämolymphzusammensetzung (s. Bodnaryk und Morrison, 1966) oder der unterschiedliche Futteraufbau könnten eine Nukleation hervorrufen. So liegt nach Strangway-Dixon (1959, 1961 a, b), Dethier (1961) und Roberts und Kitching (1974) während bestimmter Reproduktionsphasen eine Präferenz für Proteine oder Kohlenhydrate vor. Durch eine Fütterung mit einem Protein/Zuckergemisch (s. Webber, 1957), bei dem Proteine und Kohlenhydrate unterschiedlich radioaktiv markiert werden (^{14}C bzw. ^{3}H), könnte bei einer Messung der aufgenommenen Radioaktivität nach den UP-Bestimmungen der Einfluß der Nahrungsmenge und der Nahrung selbst verglichen werden. Diese Versuche sollten die Zeiträume der schwächsten und der stärksten Protein- bzw. Kohlenhydrataufnahmen umfassen (s. Vogt et al, 1974) und auch die Bestimmung der Ovariolen-Entwicklung der Versuchstiere einbeziehen.

Bei den Untersuchungen der UP fand sich also in keinem Entwicklungsstadium eine Beziehung zwischen Adaptation oder Akklimatisation und der Unterkühlungsfähigkeit. Die Bedeutung dieser Diskrepanz soll in der Gesamt-Diskussion (Kap. 7) erörtert werden.

4.5. Zusammenfassung

Bei den drei unterschiedlich adaptierten Calliphoriden: Calliroga macellaria, Lucilia cuprina und Calliphora vicina wurde - unter Verwendung einer weiteren, anders akklimatisierten Aufzucht der beiden ersten Arten - die Abhängigkeit des Unterkühlungspunktes von der Entwicklung (Eier; 8 Larvenstadien; Puppen und Imagines in 24 h - Intervallen) und bei den Imagines von der Möglichkeit zur Wasser- und Futteraufnahme untersucht.

1. a) Die Unterkühlungspunkte der Larven steigen während der Freßlarvenentwicklung stark an (d.h., die Unterkühlungsfähigkeit verringert sich) und fallen dann bis zur Puparisierung ab.
   b) Innerhalb der ersten 25% der Puppenentwicklung bilden die Unterkühlungspunkte der Puppen ein Maximum, anschließend bis ca. 60 - 70% eine umgekehrte flache Parabel (oder ein Plateau). Es folgen ein weiterer, aber stärkerer Anstieg und zur Ecdysis hin eine leichte Senkung.
   c) Die Imagines zeigen Abhängigkeiten des Unterkühlungspunktes von der Wasser- und Futterzufuhr, wobei bei den Aufzuchten mit Futter und mit Wasser nach der Ecdysis der Unterkühlungspunkt ansteigt und sich danach nur noch wenig ändert. Bei L. cuprina konnten Unterschiede der Unterkühlungspunkte der ♂♂ und ♀♀ in einem bestimmten Alter festgestellt werden.
   d) Die Unterkühlungspunkte erreichen im Verlauf der Ontogenie bei den nicht überwinternden Eiern und in der Mitte der Puppenentwicklung die tiefsten Werte; bei den älteren Freßlarven und den nicht frisch geschlüpften, normal gefütterten Imagines die höchsten.

2. Der entgegengesetzte Verlauf der Unterkühlungspunkte und der Gefrierpunkte der Hämolymphe während der Larvalentwicklung deutet auf andere, den Unterkühlungspunkt bestimmende Faktoren hin, wobei wie bei den Imagines v.a. die Nahrungsaufnahme einen entscheidenden Einfluß haben dürfte. Für die

Puppen werden mehrere mögliche Faktoren diskutiert.

3. Die Unterkühlungsfähigkeit war bei allen Entwicklungsstadien weder mit der Akklimatisation noch mit der Adaptation korrelierbar.

5. Die Kälteresistenz unterschiedlich akklimatisierter L. cuprina während der Larvalentwicklung

5.1. Einleitung

Im Gegensatz zur Hitzeresistenz, über die bei Insekten intensiv gearbeitet wurde, finden sich bedeutend weniger Untersuchungen zur Kälteresistenz (vergl. u.a. Precht et al, 1955, 1973; Schwerdtfeger, 1963; Cloudsley-Thompson, 1970; Bursell, 1974; arktische Insekten: Downes, 1965). Allgemeinere Zusammenhänge wie die Abhängigkeit der Kälteresistenz von der Adaptation, der Akklimatisation oder weiterer Faktoren wurden selten untersucht (vergl. Colhoun, 1954, 1960; Atwal, 1960 a).

Arbeiten an cyclorraphen Dipteren befassen sich v.a. mit Drosophiliden (u.a. Hosgood und Parsons, 1966; Crumpacker und Marinkovic, 1967; Marinkovic et al, 1969) und Musciden (Roeder, 1886; Überwinterungsfähigkeit: u.a. Sacca, 1953, 1964; Hanec, 1956; Somme, 1961). Neben den Freilanduntersuchungen (s. Kap. 2.1.) sind uns nur wenige Laboruntersuchungen an Calliphoriden bekannt (Evans, 1934, 1935 a,b; Laake et al, 1936),bei denen man aber jeweils nur an einer nicht genau angegebenen Altersstufe der Eier, Larven, Puppen und Imagines die Kälteresistenz bestimmte, ohne daß - abgesehen von der Feuchtigkeit - weitere Faktoren berücksichtigt wurden.

Sehr früh hatte aber schon Merrifield (1890) eine abnehmende Empfindlichkeit bei zunehmendem Alter von Lepidopteren-Larven erkannt, was Hanec (1956) und Somme (1961) auch bei Muscidenlarven feststellen konnten. Eine Steigerung der Resistenz fand Somme (1961) auch bei Puppen und Greenberg (1955) bei Larven von Musciden nach einer Akklimatisation an tiefere Temperaturen, wobei aber in keinem Fall solche Ergebnisse mit anderen Größen, z.B. der Stoffwechselrate, korreliert wurden.

Meyer (1976 a) versuchte - gestützt auf Untersuchungen an den drei Calliphoriden C. macellaria, L. cuprina und C. vicina - den von Schlieper (1963) aufgezeigten Zusammenhang

zwischen Resistenz und Stoffwechselrate in einem größeren Zusammenhang u.a. unter Berücksichtigung der Toleranzbereiche zu erfassen. Versuche zur Hitzeresistenz (Meyer, 1976 b) bestätigen zumindest für die Freßlarven der drei unterschiedlich adaptierten Calliphoriden die umgekehrt proportionale Abhängigkeit von Stoffwechselrate und Resistenz.

Das Ziel dieser Untersuchungen ist es, an altersmäßig genau definierten Larvenstadien zu prüfen, ob diese Beziehung auch für die Kälteresistenz gilt und wie sie durch eine unterschiedliche Akklimatisation beeinflußt wird.

5.2. Methode

5.2.1. Durchführung der Versuche

Für alle Versuche wurden zwei Kryostate parallel benutzt: (1. Fa. Lauda: Typ UK 40 DW, Abweichung: $\pm$ 0,02 bis 0,04°C; 2. Fa. Braun-Melsungen: Frigomix mit Thermomix 1480; Abweichung: $\pm$ 0,004°C).

Die Larven wurden in den entsprechenden Altersstufen (Stadium I bis V) den Zuchtschalen entnommen, gereinigt, abgetrocknet und anschließend als 25-er Gruppe vorsichtig mit einer heißen Nadel in Säckchen aus Nylongaze eingeschweißt. Diese wurden dann jeweils in ein Schliff-Wägegläschen (40 mm hoch; ca. 10 ml Vol) gegeben, in dem sich zur Erzeugung einer reproduzierbaren Luftfeuchtigkeit 0,5 ml Wasser mit einem Stück Filterpapier befanden. Zum Schutz gegen eine Inokulation der Tiere durch einen direkten Kontakt mit dem Wasser standen die Gazesäckchen auf einem über dem Wasser stehenden Sieb.

Nach dem luftdichten Verschließen der Wägegläschen mit Silikonfett wurden vier Gläschen - zusammen also 100 Tiere -

in einer Halterung vollständig in das Methanol der Temperierbäder der Kryostaten eingehängt. 30 Minuten später erfolgte die Entnahme der Gläschen und das Abspülen des Methanols. Die 25 Larven eines Nylongazesäckchens wurden dann in eine kleine Dose (z.T. mit etwas Fleisch) auf Filterpapier, das mit physiologischer Lösung angefeuchtet war, gegeben und bei Raumtemperatur aufbewahrt.

Ungefähr eine halbe Stunde später wurde geprüft, wieviel Tiere sich zumindest bei leichtem Druck bzw. Berühren der Kopfregion bewegten. Anschließend kamen alle Tiere je nach dem Entwicklungsstadium auf frisches Fleisch oder auf teilweise feuchten Sand. Angefeuchtetes Filterpapier sollte zusätzlich einen Schutz vor dem Austrocknen bilden und eine Weiterentwicklung bei der jeweiligen Zuchttemperatur begünstigen. Bei Freßlarven befand sich das Fleisch direkt auf dem Sand, weil sich dies bei Vorversuchen wegen einer v.a. bei den jüngeren Larven auftretenden ungerichteten Fluchtreaktion besser bewährt hatte.

In den folgenden Tagen wurden die toten Tiere (nach Beginn der Zersetzung) abgesammelt. Die Angabe der "Kältetod-Tiere" umfaßt Larven, die direkt abgetötet worden waren,und solche, deren Schädigung so schwer war, daß auch später keine Fortbewegung mehr erfolgte - die also nicht ins Fleisch oder in den Sand abgewandert waren -, wobei v.a. bei den Wanderlarven erst nach ungefähr 3 bis 4 Tagen die Zersetzung sicher erkennbar war.

Außerdem wurde festgestellt, wieviel Tiere die folgenden Entwicklungsabschnitte erreichten:

1. Ende der Freßlarvenentwicklung, d.h. Abwanderung vom Fleisch
2. Puparisierung: Differenzierung in:
   a) Zahl der Puppen insgesamt (einschließlich länglicher, larvenähnlicher Puppen)
   b) Zahl der vollständig puparisierten Tiere, d.h. mit abgerundeter Form (einschließlich der kleinen, normal-puparisierten Tiere und der Puppen mit Schädigungen in einzelnen Kutikulabereichen)
3. Adult-Schlupf (d.h. Aufbrechen der Kutikula durch das Tier): Differenzierung in:

a) Zahl der geschlüpften und beim Schlupfvorgang abgestorbenen Tiere insgesamt
b) Zahl der vollständig geschlüpften Imagines
c) Zahl der normal geschlüpften Imagines, d.h. der Tiere, die nach dem Schlupf die Flügel vollständig entfalteten.

Der Schlupf wurde für vollständig- und unvollständig-puparisierte Tiere getrennt überprüft, wobei außerdem ♂♂ und ♀♀ getrennt registriert wurden.

Von einer Aufzucht (fast immer 4 bis 5 parallele Zuchtansätze mit je 200 Tieren) wurden meistens 6 bis 9 aufeinanderfolgende Versuche bei insgesamt 2 bis 3 Temperaturen sowie ein Kontrollversuch durchgeführt, bei dem 4 x 25 Tiere gleich behandelt, aber bei der jeweiligen Zuchttemperatur (23° oder 30°C) aufbewahrt wurden. Die Letalitätsquote der Kontrolle war v.a. bei älteren Stadien minimal und wurde bei der Auswertung berücksichtigt (s.u.). Die Versuche der einzelnen Altersstufen wurden bei jeweils 3 bis 7 Temperaturen mit mindestens 500 Tieren (maximal 800) von meistens 2 bis 3 Aufzuchten durchgeführt. Bei diesen Versuchen erfolgt also eine Variation der Versuchstemperatur bei konstanter Versuchsdauer, um festzustellen, bei welcher Temperatur sich welche Schädigungsquote ergab.

5.2.2. Auswertung

Sowohl die Anzahl der überlebenden als auch die der unterschiedlich verpuppten und die der unterschiedlich geschlüpften Tiere wurde bei allen Temperaturen in Prozent der Kontrolle umgerechnet. (Eine ausführliche Beschreibung der Auswirkungen der einzelnen Temperaturen wird in einer späteren Darstellung erfolgen.)

Nach Weber (1967) erfolgte dann die Ausrechnung der ED_{50} (median effective dosis), d.h. der Temperatur, bei der 50% der Tiere den jeweiligen Entwicklungsabschnitt, z.B. die normale Verpuppung, erreicht hätten. Hierzu waren nach einer Tabelle von Bliss (1935) für die verschiedenen Temperaturen jeweils

einer Altersstufe bei der 30°C- und der 23°C-Aufzucht die Prozentwerte in Probits zu transformieren. Anschließend wurde mit Hilfe eines vorgegebenen Programms auf einer Tischrechenmaschine (Diehl sigmatronic) durch die von Probits (y) und den Logarithmus der Temperatur (x) gebildeten Punkte die Regressionsgerade gelegt. Die Temperatur, bei deren Logarithmus ein Probit-Wert von 5,0 vorliegt, entspricht dem ED_{50}-Wert.

In Abb. 5.3.-1 a und b wurden für die NZ bzw. AZ die ED_{50}-Werte der Tiere, die den Versuch überlebten (⊗), die puparisierten (gesamt △; vollständig ▲) und die schlüpften (gesamt ○; vollständig ●; normal, d.h. vollständig mit anschließender Entfaltung der Flügel, □) graphisch dargestellt.

5.3. Ergebnisse:

Bei einem Vergleich der Kurven von Abb. 5.3.-1 fällt v.a. auf, daß bei den Freßlarven das jeweils jüngere Stadium nicht so tiefe ED_{50}-Werte besitzt, d.h. nicht so kälteresistent ist, während im Verlauf der Wanderlarvenentwicklung (IV bis V) die Resistenz gar nicht oder nur relativ geringfügig zunimmt. Bei fast allen Altersstufen liegt die Temperatur, die den Kältetod bewirkt, tiefer als die, bei der noch eine Verpuppung möglich ist, und diese wiederum niedriger als die Temperatur, die noch eine vollständige Entwicklung bis zur Imago gestattet, was in der folgenden Gleichung kurz ausgedrückt wird:

ED_{50} (Kältetod) < ED_{50} (Puparisierung) < ED_{50} (Adultschlupf)

Diese Temperaturabhängigkeit gilt auch für die einzelnen ED_{50}-Werte der Puparisierung und des Schlupfes (s.o.), wobei in einigen Altersstufen eine Übereinstimmung vorliegt. Bei einem Vergleich der ED_{50} (Kältetod)-Werte (⊗), d.h. der Temperatur, bei

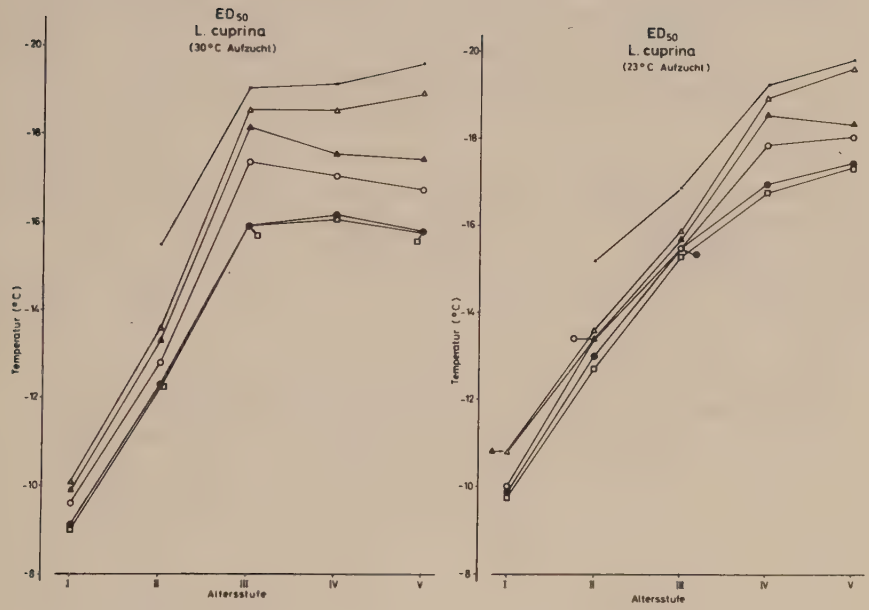


Abb. 5.3.-1: Abhängigkeit der ED_{50} von der Larvalentwicklung bei a) L. cuprina NZ und b) L. cuprina AZ (ED_{50} (Kältetod) ✕ ; ED_{50} (Puparisierung; gesamt) △ ; ED_{50} (Puparisierung; vollständig) ▲ ; ED_{50} (Schlupf; gesamt) ○ ; ED_{50} (Schlupf; vollständig) ● ; ED_{50} (Schlupf; normal) □)

der 50% der Tiere abgetötet wurden, und der ED_{50} (Puparisierung; gesamt) (△) fällt auf, daß der Unterschied bei den Freßlarven bedeutend größer ist, d.h. zum sofortigen Abtöten der jüngeren Tiere sind relativ tiefere Temperaturen notwendig als zur Schädigung der weiteren Entwicklung. Beim Stadium I war diese Differenz so groß, daß bei der tiefsten untersuchten Temperatur der NZ von $-10^{o}C$ 80% der Larven den Versuch überlebten, aber nur 40% puparisierten, so daß auf die Ausrechnung der ED_{50} (Kälte-

tod) verzichtet wurde. Diese starke Diskrepanz wird v.a. durch einen letalen Effekt im Verlauf der weiteren Freßlarvenentwicklung bedingt (nicht in Abb. 5.3.-1 dargestellt). Tiere, die vom Fleisch abwanderten, puparisierten fast alle.

Die große Differenz zwischen den Unterkühlungspunkten und den ED_{50} (Kältetod)-Werten entsteht dadurch, daß bei letzteren auch Larven mit Schädigungen, die eine Bewegungsunfähigkeit bewirkten, einbezogen wurden. (Schädigungen, die bei der Untersuchung der Unterkühlungsfähigkeit erkennbar waren, wenn Larven kurz nach dem Beginn des Gefriervorganges wieder aufgetaut wurden, entstanden also nicht unbedingt auf Grund der einsetzenden Eisbildung.)

Vergleicht man die ED_{50} (Puparisierung; gesamt) (△) und die ED_{50} (Puparisierung; vollständig) (▲), so tritt in den Wanderlarvenstadien v.a. bei der NZ eine starke Differenz auf (bis zu 2°C), während die Kurven der Freßlarven annähernd parallel verlaufen. Dies gilt auch für die Differenzen der folgenden ED_{50}-Werte mit Ausnahme des Stadiums III (NZ). Bei fast allen Wanderlarven, die den Versuch überlebten, erfolgte eine teilweise Puparisierung (Braunfärbung der Kutikula), aber nur einem geringen Teil gelang eine vollständige Kontraktion und Schrumpfung der Kutikula zur Ausbildung der normalen Puppenform. Bei nicht vollständig-puparisierten Tieren erfolgte selten ein Adultschlupf (nur bei Übergangsformen). Durch die große Anzahl unvollständig-puparisierter Tiere des Stadiums V verschiebt sich das Resistenzmaximum, das bei der ED_{50} (Kältetod) (×) und der ED_{50} (Puparisierung; gesamt) (△) im Stadium V liegt, bei der vollständigen Puparisierung mit fast 1°C Differenz zum Stadium III. Dies gilt auch noch beim Adultschlupf (gesamt) (○). Durch eine starke Erhöhung der Letalität beim Schlupfvorgang des Stadiums III liegt diese Altersstufe mit den Stadien IV und V bei den ED_{50} (Schlupf; vollständig) (●) und ED_{50} (Schlupf; normal) (□; d. h. mit Entfalten der Flügel) wieder ungefähr gleich. (Wie zu erwarten, trat kein Unterschied in der Schlupfquote der Geschlechter auf.)

Demgegenüber fällt bei der AZ eine starke Resistenzzunahme aller Kriterien vom Stadium III zu IV auf. Zwischen den Stadien

IV und V tritt im Gegensatz zur NZ nur bei der ED_{50} (Puparisierung; vollständig) durch eine große Anzahl länglich puparisierter Tiere des Stadiums V ein geringfügig höherer Wert auf. Schon bei den folgenden ED_{50}-Werten liegen aber sowohl durch eine stärkere Beeinträchtigung der Metamorphose als auch des vollständigen Schlupfes beim Stadium IV die Werte des Stadiums V wieder tiefer.

Beeinflussung der ED_{50}-Werte durch die Akklimatisation:
Vor einem Vergleich der ED_{50}-Werte sollte auf zwei unterschiedliche Reaktionen der NZ und AZ hingewiesen werden, die durch die tiefen Versuchstemperaturen nur verstärkt wurden, die aber auch bei den normalen Aufzuchten (und der Kontrolle) bei der NZ und AZ unterschiedlich stark auftreten: Bei allen Stadien der NZ ist die Beeinträchtigung des vollständigen Schlupfes (○ gegen ●) stärker als bei der AZ. Demgegenüber finden sich v.a. bei der 23°C-Aufzucht bei allen Stadien mehr Tiere, die ihre Flügel nicht vollständig entfaltet haben (● gegen □). (Dies wurde von Deonier (1940) bei niedrigen Temperaturen auch im Freiland beobachtet. Eventuell hat die höhere Luftfeuchtigkeit hierbei einen maßgeblichen Einfluß.)

Bei einem Vergleich der ED_{50}-Werte liegen - abgesehen vom Stadium III der NZ - die ED_{50} (Kältetod) bei der NZ und der AZ auf ungefähr gleicher Höhe. Mit fortschreitender Entwicklung und damit auch längerer Akklimatisation (s. Kap. 2.2.1.) macht sich in immer stärkerem Maße ein Akklimatisationseffekt bemerkbar: Nach - bis auf Stadium III (NZ) - bei NZ und AZ ungefähr gleich hohen ED_{50} (Kältetod) ist bei den Stadien I, II, IV und V für die Puparisierung eine etwas höhere Resistenz der AZ zu erkennen. Dies hat sich bis zum normalen Schlupf (Flügel entfaltet), der allein für die Erhaltung einer Art von Bedeutung ist, bei den Stadien I, II, IV und V verstärkt. (Das mehr den Wanderlarven ähnelnde Verhalten des Stadiums III der NZ (Differenz der ED_{50}-Werte gegenüber der AZ $\leq 0{,}5$°C) könnte auf die v.a. bei der NZ sehr schwierige Standardisierung dieses Stadiums zurückzuführen sein.)

Die maximale Resistenzsteigerung wird nach einer Senkung der Aufzuchttemperatur um 7°C bei L. cuprina von dem am längsten akklimatisierten Stadium (V: 125 h Larval- und 14 h Embryonalent-

wicklung) mit einem ca. 1,5°C tieferen ED_{50}-Wert für den normalen Schlupf (□) erreicht.

Kälteschädigungen

Bei den Versuchen zur Kälteresistenz traten eine Reihe von Schädigungen auf. Da sie aber nur teilweise eine Beziehung zum Alter der Versuchstiere aufwiesen und in keinem Fall zur Akklimatisation, sollen sie im Rahmen dieser Arbeit nur kurz aufgeführt werden:

Sehr häufig waren bei den Larven außen schwarze Flecken zu finden (s. Abb. 5.3.-2) ebenso wie eine Dunkelfärbung der Tiere im Innnern (evtl. durch die Hämolymphe) (vergl. Hanec, 1956). Dagegen trat nur bei einigen Freßlarven eine Schädigung auf, die unseres Wissens bisher noch nicht beschrieben wurde (s. Abb. 5.3.-2) und die auch im Wanderlarvenstadium andauerte. Bei ihnen erfolgte nach dem Versuch ein ständiges Einziehen der gesamten Kopfregion, wobei Übergänge zum normalen Habitus auftraten.

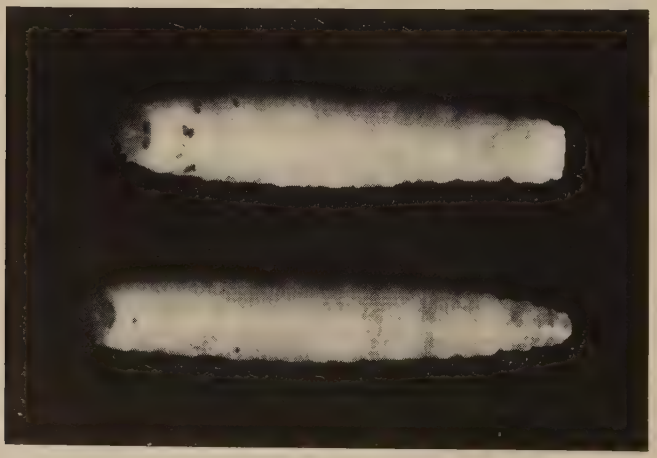


Abb. 5.3.-2 Kälteschäden bei Larven von L. cuprina
(Vergr.: 8 x)

Bei den Puppen waren eine Reihe von Schädigungen zu erkennen, die z.T. anzeigten, daß einzelne Stufen der Puparіumbildung nicht erfolgt waren (vergl. Zdarek und Fraenkel, 1972). Hierdurch ergaben sich "Puparien" 1. mit Larvenform, 2. mit normaler Puppenform, wobei aber die anterioren Segmente nicht eingezogen worden waren, 3. mit einer Krümmung, 4. bereichsweise fehlendem Erhärten der Kutikula und 5. "bruchsackartigen" Ausstülpungen der Kutikula.

5.4. Diskussion

Hanec (1956) und Somme (1961) fanden bei Musca eine stärkere Kälteresistenz der Puppen gegenüber den Larven, die wiederum resistenter waren als die Eier. Bei den Larven ergab sich bei einer Untersuchung von drei Altersstufen eine deutliche Zunahme der Resistenz bei den jeweils älteren Tieren. Durch die Untersuchung mehrerer Altersstufen während der gesamten Larvalentwicklung ermöglichen unsere Ergebnisse differenziertere Aussagen.

Die Unterschiede zwischen den Altersstufen der Freßlarven sind bedeutend stärker als bei den Wanderlarven. Während kurzzeitig tiefe Temperaturen bei den Freßlarven v.a. im Verlauf der restlichen Freßlarvenentwicklung eine starke Erhöhung der Letalität bewirken, reduzieren sie bei den Wanderlarven v.a. die normale Puparisierung und den normalen Schlupf. Nicht einbeziehbar ist hierbei das Stadium III der NZ, das in seinen Reaktionen den Wanderlarven entspricht (schwierig zu standardisieren; s.o.).

Die Beziehung zwischen Stoffwechselrate und Resistenz, auf die Schlieper (1963) hinwies und die von Meyer (1976a) in einem umfassenderen Zusammenhang dargestellt wurde (Abb. 5.4.-1), sollte nach Meyer nur bei gleichen Morphen Gültigkeit haben.

Bei diesen Untersuchungen, wie auch bei den anderen Fragestellungen, zeigte sich aber deutlich das sehr unterschiedliche Verhalten von Freß- und Wanderlarven (s. auch Meyer, 1971). Deshalb erscheint uns eine weitere Differenzierung des Begriffs "gleiche Morphe" notwendig. So müssen bei morphologisch gleichen Stadien physiologische Unterschiede berücksichtigt werden.

Bei unseren Ergebnissen zeigt sich dann nur bei den Freßlarven eine gute Übereinstimmung der abnehmenden Kälteresistenz mit der steigenden Stoffwechselrate (s. Kap. 6). Diese Beziehung dürfte wegen der allgemeinen Gültigkeit des Atmungsverhaltens im Verlauf der Larvalentwicklung auch für die AZ gelten. Da sich bei zunehmendem Alter der Tiere aber auch die Hitzeresistenz verringert (Meyer, 1976 b), bestätigt dies die theoretische Forderung von Meyer (1976 a), daß bei steigender Stoffwechselrate (RG_c zu RG_a in Abb. 5.4.-1) sich der Toleranzbereich (cc' zu aa' in Abb. 5.4.-1) verengt. (Der Organismus zeigt dann eine immer größere Temperaturabhängigkeit (◀) und immer weniger Regulationsvermögen bzw. Resistenz (◁), ist also stenothermer.)

So liegen die relativen Toleranzbereiche der Freßlarvenstadien der NZ, gebildet aus den ED_{50} (Schlupf)-Werten der Hitze- (Meyer, 1976 b) und der Kälteresistenz, beim Stadium

I: von -9,0 bis +44,2°C
II: von -12,3 bis +45,5°C
III: von -15,9 bis +46,1°C.

Die postulierten Zusammenhänge zwischen Stoffwechselrate, Resistenz und Toleranzbereich konnten also hier an einem günstigen Objekt bestätigt werden.

Bei den Wanderlarven findet sich bei einer geringen Sauerstoffverbrauchsabnahme zumindest bei den ED_{50} (Kältetod) eine Korrelation zur Resistenz. Bei der Beurteilung dieser Werte ist aber zu berücksichtigen, daß bei den Wanderlarven häufiger ein Gefrieren der Tiere zu beobachten war. Wie bei Untersuchungen von Pfadt (1947) an Hypoderma lineatum De Vill. (Hypodermatidae, Diptera), so starben auch hierbei alle gefrorenen Tiere nach dem

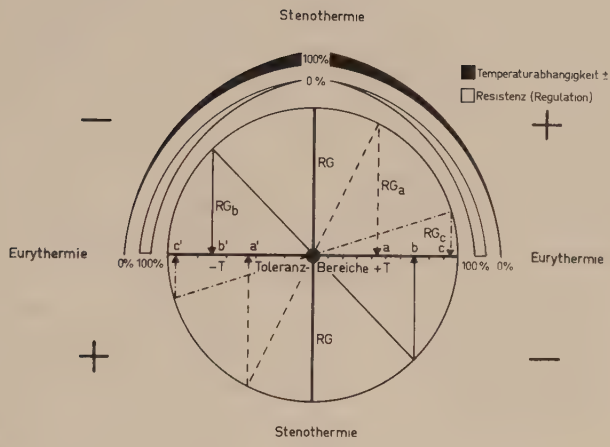


Abb. 5.4.-1: Die Beziehungen zwischen Stoffwechselrate, Resistenz, Toleranzbereich, Eury- und Stenothermie (aus Meyer, 1976 a; weitere Erläuterungen s. dort)

Auftauen (vergl. Kap. 4), ohne daß aber ebenfalls das Gefrieren den Tod in jedem Fall verursachte. Dies kann aber höchstens eine Erhöhung der ED_{50} (Kältetod)-Werte, d.h. eine Reduzierung der Überlebensquote des Versuches, kaum aber die starken Störungen der weiteren Entwicklung bewirkt haben. So zeigen sich bei der NZ für die ED_{50} (Puparisierung, vollständig) und die ED_{50} (Schlupf, vollständig) geringfügig höhere Werte des Stadiums IV. Ob diese Tendenz gegen eine Abhängigkeit dieser ED_{50}-Werte von der Stoffwechselrate spricht, kann v.a. bei Berücksichtigung einer gewissen Schwankungsbreite der Ergebnisse trotz der großen Anzahl von Versuchstieren erst nach weiteren Untersuchungen beurteilt werden.

Die bereits von Meyer (1976 b) bei der Hitzeresistenz mit wenigen Ausnahmen - auch für die beiden anderen Calliphoriden - gefunde-

ne Abstufung der ED_{50}-Werte:

ED_{50} (Hitzestarre) > ED_{50} (Puparisierung) > ED_{50} (Schlupf)

gilt, wie theoretisch zu erwarten, sinngemäß auch für die Kälteresistenz:

ED_{50} (Kältetod) < ED_{50} (Puparisierung) < ED_{50} (Schlupf)

In beiden extremen Temperaturbereichen ist also die zum sofortigen Abtöten nötige "Temperatur-Dosis" höher als eine "Dosis", die nur Störungen mit später letalen Auswirkungen verursacht. Die bei den Wanderlarven aber bedeutend stärkere Beeinträchtigung mehrerer Entwicklungsschritte deutet auf evtl. unterschiedliche sensible Systeme hin. Bei der Frage nach diesen "sensiblen Systemen" sind z.Zt. nur theoretische Überlegungen möglich. Da der Gefriertod nur bei den Wanderlarven als zusätzlicher letaler Faktor auftrat, soll er hier nur kurz erläutert werden (s. Kap. 4.). Eine endgültige Klärung seiner Ursachen ist noch nicht erfolgt, z.Zt. werden v.a. Änderungen der Elektrolytkonzentration und/oder Strukturveränderungen infolge der bei der Eisbildung auftretenden Dehydrierung angenommen.

Demgegenüber sind die durch Temperaturen oberhalb des UP, d.h. vor dem Gefrieren, bewirkten Ursachen noch bedeutend weniger erforscht. Hierbei dürften aber folgende theoretische Möglichkeiten zu berücksichtigen sein:

1.) Störungen der energetischen Systeme:
Nach Meyer (1974, 1976 a, b) soll die Resistenz unabhängig von der spezifischen Art des Stressors v.a. in erster Linie von der Stabilität der Energieversorgung der Zelle beeinflußt werden. Auf Grund der Untersuchungen von Davison (1971 a, b, c) und Davison und Bowler (1971) an Calliphora vicina und von Santarius (1973, 1974) an Chloroplasten nahm sie als Ursache zunächst eine Entkoppelung der oxydativen Phosphorylierung vom Elektronentransport, dann eine Hemmung derselben an, wobei schnelle letale Wirkungen wahrscheinlich sind. Unterstützt wird diese Vermutung auch durch die Ergebnisse von Schwalbach und Agostini (1964), nach denen die Mitochondrien die Toleranzunterschiede gegenüber einer Temperatur von 4°C bei verschiedenen Kasten von Wespen bestim-

men und evtl. Untersuchungen von Thiessen und Mutchmor (1967), die bei einer Akklimatisation an tiefere Temperaturen eine Erhöhung der Anzahl der Mitochondrien fanden.

2.) Störungen der regulatorischen Systeme:
Hierbei könnten als Sofortwirkung irreversible Schädigungen des Nervensystens vorhanden sein (vergl. Colhoun, 1954) und als Spätwirkungen z.B. Störungen des Hormonhaushaltes. Letzteres vermuteten Larsen (1943) und Mellanby (1954) als Ursache subletaler Schädigungen nach Hitzeresistenzversuchen. Dies scheinen auch bestimmte Puparienformen anzudeuten, die durch die Blockierung einzelner Teilvorgänge der Puparienbildung (vergl. Zdarek und Fraenkel, 1972) entstehen. Sivasubramanian et al (1974) fanden ähnliche Schädigungen nach dem Einwirken von Röntgenstrahlen. Sie vermuten, daß Einwirkungen auf 1. die "Ring-Drüse", 2. auf die Umwandlungsorte des α- in das β-Ecdyson und 3. auf das Cerebrum die spezifischen Störungen bewirken. Hierbei unterscheiden sie beim Cerebrum zwischen neuromuskulären und neurosekretorischen Effekten.

Wird bei Untersuchungen in geringeren Zeitabständen eine Korrelation von Resistenz und Hormondrüsenaktivität (nicht Hormontiter; vergl. Young, 1976 a, b; Young und Young, 1976) festgestellt, so könnte auch hierbei eine Störung des Energiehaushalts, der bei aktiven Geweben höher ist, die genaue Ursache sein.

Neben diesen beiden Faktoren sind aber u.a. auch 3.) Störungen anderer Stoffwechselsysteme mit Sofort- und Spätwirkungen möglich, und die hohe Letalitätsquote beim Schlupfvorgang kann auch durch 4.) Erschöpfungen der Energiereserven verursacht werden.

Bei einem Vergleich der Resistenz mit der Adaptation der drei Arten spiegelt sich letztere deutlich in den ED_{50}-Werten der Hitzeresistenz wider (Meyer, 1976 b). Eine solche Korrelation fanden Zwicky (1949) und Nieschulz und du Toit (1933) bei adulten Drosophiliden bzw. Musciden, wobei ebenfalls noch die Thermopräferenda einbezogen werden konnten.

Erste Versuche zur Kälteresistenz der beiden anderen Calliphoriden (nicht dargestellt) deuten an, daß bei solchen Vergleichen der Umfang des Toleranzbereiches, als Grad der Steno- bzw.

Eurythermie, zu berücksichtigen ist. Unterschiede hierin dürften bei C. vicina eine nicht so große Kälte-Resistenz gegenüber dem entsprechenden Freßlarvenstadium von L. cuprina, die an eine 7°C höhere Temperatur adaptiert ist, bewirken. (Zwar wird C. vicina im allgemeinen als stenotherme Art beschrieben, Laboruntersuchungen sind uns aber hierzu nicht bekannt.)

Bisher wenig berücksichtigt wurde der Einfluß der Akklimatisation auf die Resistenz. Edney (1964) fand nach einer Akklimatisationszeit von 7 - 14 Tagen bei einer Temperatur von 10° bzw. 30°C bei Isopoden eine ED_{50} (Kältetod)-Differenz von 6-8°C mit adaptationsbedingten Artunterschieden. Nach einer Versuchsdauer von 30 min konnte er im Gegensatz zur Hitzeresistenz auf Grund einer großen individuellen Streuung bei den 20 Versuchstieren keine Unterschiede feststellen.

Bei unseren Versuchen zeigte sich aber auch bei einer großen Anzahl von Versuchstieren bei einer Akklimatisationszeit von 5-6 Tagen (Stadium V) an eine 7°C tiefere Aufzuchttemperatur kaum ein Unterschied zwischen NZ und AZ beim ED_{50} (Kältetod), d.h. der Temperatur, bei welcher 50% direkt abgetötet bzw. so schwer beschädigt wurden, daß sie sich nicht mehr fortbewegen konnten. Erst bei der Puparisierung beginnt eine Tendenz zu tieferen ED_{50}-Werten der AZ.

Der ED_{50} (Schlupf, normal), der die Auswirkungen der tiefen Temperatur auf die Anzahl der fortpflanzungsfähigen Tiere wiedergibt, liegt dann für die Freßlarvenstadien I und II der NZ ca. 0,5 bis 1,0°C unter der NZ, für die Wanderlarven beim Stadium V ca. 1,5°C. Inwieweit der Abfall der ED_{50}-Werte zwischen Stadium IV und V der AZ gegenüber der NZ durch eine Zeitabhängigkeit der Akklimatisation bedingt ist oder welche der oben aufgeführten Faktoren diesen Effekt bewirken, bedarf weiterer Untersuchungen.

5.5. Zusammenfassung

Bei fünf Larvenstadien von zwei unterschiedlich akklimatisierten Aufzuchten der Calliphoride Lucilia cuprina erfolgte unter Variation der Temperatur und bei konstanter Versuchszeit (1/2 h) die Untersuchung der Kälteresistenz. Hierbei wurde neben kurzfristig wirkenden letalen Schädigungen die Beeinflussung der weiteren Entwicklung bis zum Schlupf verfolgt.

1. Die zum sofortigen Abtöten notwendige Temperatur muß niedriger sein als diejenige, die erst später letal wirkt: ED_{50} (Kältetod) < ED_{50} (Puparisierung) < ED_{50} (Schlupf)

2. a) Auch bei der Kälteresistenz zeigen sich die starken Unterschiede in der Reaktion der Freß- und Wanderlarven.
   b) Im Verlauf der Freßlarvenentwicklung nimmt die Kälteresistenz stark zu und weist eine umgekehrte Proportionalität zur Stoffwechselrate auf. Zwischen den Wanderlarven-Stadien IV und V zeigen sich nur noch geringe Unterschiede.
   c) Unter Einbeziehung der Hitzeresistenz, bei der ebenfalls eine Zunahme während der Larvenentwicklung auftritt (Meyer, 1976 b), ergibt sich bei zunehmendem Alter der Freßlarven eine Erweiterung des Toleranzbereiches.

3. Die Akklimatisation an eine 7°C niedrigere Temperatur bewirkt (auch nach 5 bis 6 Tagen) bei den entsprechenden Stadien kaum einen Unterschied in der ED_{50} (Kältetod), dagegen im Verlauf der weiteren Entwicklung der Versuchstiere mit zunehmender Akklimatisationszeit (≙ Alter) eine Steigerung der Resistenz.

6. Der respiratorische Stoffwechsel der Larven in Beziehung zu Temperaturadaptation und Regulation+

6.1. Einleitung

Während die ersten Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Fliegenlarven fast nur an ausgewachsenen, nicht mehr fressenden Larven durchgeführt wurden (z.B. Fraenkel und Herford, 1938, 1940; Levenbook, 1951; Buck und Keister, 1953; Keister und Buck, 1961, 1964; Verma, 1970), finden sich in letzter Zeit häufiger Arbeiten, die auch fressende Stadien einbeziehen (Nyst, 1941; Chen, 1951; Drummond und Chamberlain, 1961; Laudani, 1965; Grigolo und Laudani, 1966; Roth, 1966; Nogge, 1969, 1970; Guerra unc Cochran, 1970; Dahlhelm, 1970, 1973 b; Grosse, 1973, 1975). Hierbei sind uns nur von den letzten beiden Autoren Untersuchungen an Calliphoriden-Larven bekannt, wobei sie sich auf das L3-Stadium einer Art (C. vicina) beschränkten. Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie fressender (parasitischer; einschließlich der jüngeren Stadien) und nichtfressender (bodenlebiger) Calliphoridenlarven in Abhängigkeit von ökologischen Faktoren wie Temperatur, O_2-Konzentration usw. liegen wohl nur von Meyer (1971) vor.

Bei der Erforschung des Atmungsverhaltens in Abhängigkeit von der Versuchszeit bei C. macellaria (Meyer, 1971) ergaben sich Besonderheiten, die als Stoffwechselregulationen in Abhängigkeit von der Temperaturadaptation (bzw. Akklimatisation) gedeutet wurden: Callitroga-Freßlarven werden bei höheren Temperaturen gehalten als die bodenlebigen Wanderlarven, und diese verschiedenen Zuchttemperaturen spiegelten sich im zeitabhängigen Atmungsverhalten wider.

Hiervon ausgehend,wurde die Möglichkeit einer Methode zur Bestimmung von "Standardtemperaturen" aufgezeigt. Unter Standardtemperatur soll hierbei die Temperatur verstanden werden, bei der der Stoffwechsel seine Gleichgewichtslage auf Grund der Tempera-

---

+Anmerkung: wesentliche Teile dieses Kapitels sind dem Manuskript Meyer und Schaub (1973) entnommen.

tur nicht verändern muß. Die Kenntnis der Standardtemperatur ermöglicht es, Versuche mit verschiedenen Arten und Entwicklungsstadien bei biologisch vergleichbaren Temperaturen durchzuführen.

Es war deshalb naheliegend, die Untersuchungen an C. macellaria durch Versuche an anders temperaturadaptierten Fliegenlarven zu ergänzen, wie L. cuprina und C. vicina. Gleichzeitig sollen diese Bestimmungen des Sauerstoffverbrauchs an fressenden und nicht mehr fressenden Larven nah verwandter Calliphoriden grundsätzliche Aufschlüsse über den Einfluß von Entwicklung und Temperatur auf die Stoffwechselaktivität liefern.

6.2. Methode und mathematisch-statistische Auswertung der Versuche

Alle Versuche wurden nach der manometrischen Methode nach Warburg - Messung von Druckänderungen bei konstantem Volumen - (s. Umbreit et al, 1964; Kleinzeller und Mitarb., 1965)mit Apparaten der Firma Braun, Melsungen, (Typ V 116 (≙ V 85) und S 85 G) durchgeführt, wobei für die niedrigeren Temperaturen Kryostate verwendet werden mußten. Die Atmung des jüngsten Stadiums wurde mit Mikromanometern und Gefäßen von ca. 1,4 ml Vol. gemessen; die der älteren Stadien mit normalen Manometern und Normalgefäßen von ca. 12 - 17 ml Vol. (Stad. II z.T. von 5-6 ml Vol.).

Entsprechend dem Volumen der Gefäße wurden unterschiedliche Mengen physiologische Lösung nach Ephrussi und Beadle (1953) - in den Gefäßeinsatz für die Larven (0,01 ml - 0,1 ml) - und 20%ige KOH - in den Hauptraum zur Absorption von CO_2 (0,025 ml - 1,0 ml) - einpipettiert.

Wegen ihrer außerordentlichen Mobilität wurden die Larven der Stadien II - V durch über den Gefäßeinsatz gestülpte, individuell angepaßte Nickelgazehauben eingeschlossen; die Larven des

Stadiums I wurden in Nylongaze vorsichtig mit einer heißen Nadel eingeschweißt.

Abgesehen von den niedrigeren Temperaturen der jüngeren Stadien erfolgte immer eine Messung von Einzeltieren (die hier aufgenommenen Ergebnisse von Meyer (1971) beruhen auf Messungen von 2 - 10 Tieren). Die Beleuchtung war bei allen Versuchen während der gesamten Meßzeit (4 h) gleich (Hellmessung), während Meyer (1971) 2 h im Dunkeln und 2 h im Hellen gemessen hat. Die Vergleichbarkeit ist dadurch wohl nicht beeinträchtigt (s. Meyer, 1971).

Um Materialunterschiede auszuschließen, wurden - abgesehen von Stadium I - mit einem Zuchtansatz immer 3 Parallelversuche (jeweils 12 Manometer und 2 Thermobarometer) bei 3 Temperaturstufen durchgeführt. Die Zeit für den Temperaturausgleich des Meßsystems im Wasserbad der Warburg-Apparatur und für die Eingewöhnung der Tiere betrug 1/2 h (bei Mikromanometern 1/4 h, bei Meyer (1971) 1 h). Ab der ersten Stunde (nach Versuchsbeginn) wurden die Gefäße gruppenweise mit Luft durchgeblasen, um den Einfluß der abnehmenden O_2-Konzentration in den Gefäßen zu vermindern.

Nach Abschluß des Versuches erfolgte die Wägung der Tiere. Als Bezugsgröße diente das Frischgewicht.

Die Auswertung der Meßdaten erfolgte mit Hilfe eines speziell dafür erarbeiteten Rechenprogramms zur mathematisch-statistischen Auswertung von Warburg-Versuchen, das eine Reihe von statistischen Rechnungen (Mittelwertbildung, Standardabweichung, t-Test, Varianzanalyse u.a.) ermöglicht und die Meßdaten vielseitig zueinander in Verbindung setzt. Dieses Programm liegt in einer Fortran II-Fassung für IBM 7090 und einer Fortran IV-Fassung für IBM 360/370 vor. Eine Programmbeschreibung mit Formblattmustern und Benutzungsanleitung steht zur Verfügung (Meyer, 1971).

6.3. Ergebnisse

6.3.1. Abhängigkeit des Sauerstoff-Verbrauchs von der Temperatur bei den einzelnen Entwicklungsstadien

Die Beziehung des Sauerstoff-Verbrauchs der 3 untersuchten Arten einerseits zur Temperatur und andererseits zum Alter der Larven wird in Abb. 6.3.-1 vergleichend dargestellt. Für die Darstellung der Ergebnisse von Callitroga wurden wegen des umfangreicheren Daten-Materials nur Versuche von Meyer (1971) verwendet. Bei den eigenen ergänzenden Versuchen an Callitroga (Tab. 6.3.-1) und den beiden anderen Arten wurde im Gegensatz zu Meyer (1971) versucht, vor allem größere Änderungen der O_2-Konzentration im Gefäß durch regelmäßiges Belüften zu verhindern und somit diesen Faktor im Rahmen des Möglichen konstant zu erhalten. Die Ergebnisse liegen im allgemeinen innerhalb der Streugrenzen, unterscheiden sich aber im Vergleich der Mittelwerte (A und B) (s. Abschnitt 6.3.3.).

Wird die Beziehung von Sauerstoffverbrauch und Temperatur bei den einzelnen Entwicklungsstadien in der 1. Versuchshälfte (A, ausgezogene Linien) betrachtet, so zeigt sich bei den Freßlarven (Stad. I-III) aller 3 Arten eine deutliche Abhängigkeit von der Temperatur.

Diese Abhängigkeit ist meist nicht linear und für alle Altersstufen bei den 3 Arten verschieden. Für Lucilia und Calliphora wurden fast immer nur 3 Temperaturstufen gemessen, die Kurven erscheinen so gegenüber denen von Callitroga ausgeglichener. Deswegen wurden auch für die Eintragung im Arrheniusplot (Abb. 6.3.-2) nur die Daten von Meyer (1971) berücksichtigt. Für Callitroga-Larven zeigt dieser, daß für Stadium I und III (10 und 50 h-Larven) im Bereich zwischen 17 und 42°C bzw. zwischen 17 und 47°C eine logarithmische Funktion erfüllt ist. Für das Stadium II (30 h-Larven) finden wir keine so leicht überschaubare Funktion, wenn auch der O_2-Verbrauch mit steigender Temperatur in allen Bereichen steigt. Es ist möglich, daß bei diesem Stadium die logarithmische Funktion durch später zu erläuternde Faktoren verwischt

Tab. 6.3.-1: Sauerstoffverbrauch ($mm^3/h/mg$ FG) der einzelnen Altersstufen von Callitroga macellaria (Angabe von Mittelwert und Standardabweichung (s))

Temp. (°C)	Vers.-teil	Stad.II (ca.30h) Mittel-wert	s	Stad.III(ca.50h) Mittel-wert	s	58h Mittel-wert	s	Stad.IV (ca.80h) Mittel-wert	s	Stad.V (ca.100h) Mittel-wert	s
13	A	-0,8131	0,1277								
	B	-0,9718	0,1333								
15	A			-0,5570	0,0729			-0,4823	0,0661	-0,2506	0,0757
	B			-0,4567	0,0558			-0,4973	0,0428	-0,3526	0,1981
17	A					-0,4511	0,0618	-0,5162	0,0717		
	B					-0,4730	0,0484	-0,5068	0,0668		
22	A	-1,9519	0,5941	-1,3048	0,2349						
	B	-1,6125	0,3488	-1,1576	0,1970						
27	A			-1,6700	0,2157						
	B			-1,5494	0,1708						
30	A									-0,9446	0,2771
	B									-0,7208	0,1944
32	A	-3,8322	0,6987			-1,5751	0,2396	-1,4606	0,1445		
	B	-3,4189	0,4118			-1,4093	0,1243	-1,2707	0,2772		
35	A			-2,8656	0,3516						
	B			-2,3759	0,1460						
37	A	-5,2410	0,6634	-2,9769	0,5376	-1,9969	0,3894	-1,6759	0,2235	-1,6602	0,4147
	B	-4,1896	0,9585	-2,4065	0,4584	-1,7430	0,3313	-1,4123	0,1462	-1,3528	0,3775
42	A	-6,7140	1,2879	-3,5493	0,5602			-2,8889	0,2912		
	B	-5,2615	1,2343	-2,9578	0,2891			-2,5789	0,2834		

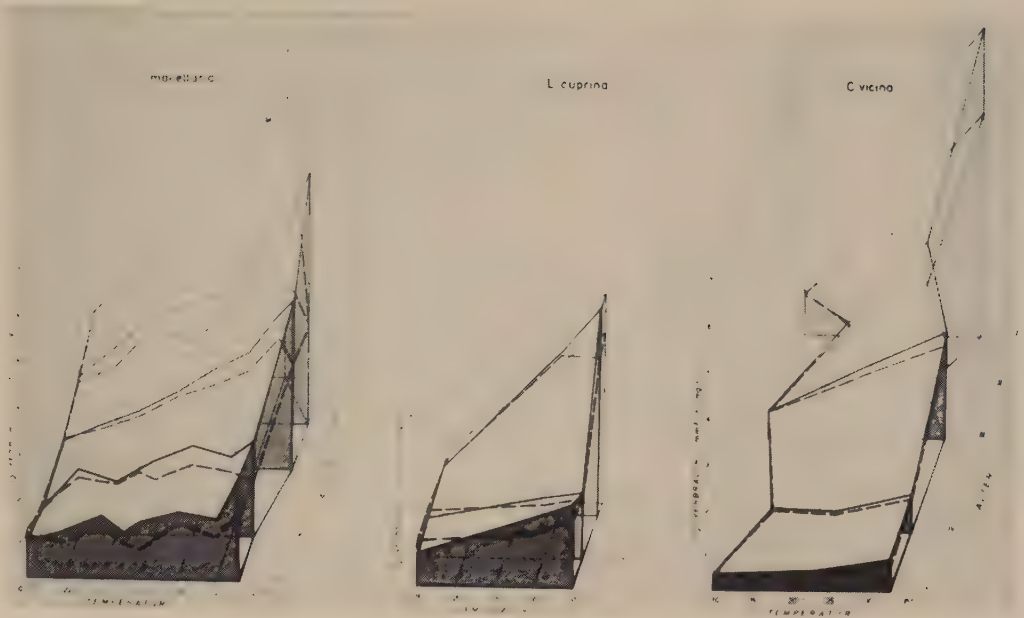


Abb. 6.3.-1: Vergleichende Darstellung des Sauerstoff-Verbrauchs von Freßlarven (Stadium I-III) und Wanderlarven (Stadium IV und V) der Calliphoriden: Callitroga macellaria, Lucilia cuprina und Calliphora vicina in Abhängigkeit von der Temperatur und vom Alter.
Ausgezogene Linien: Mittelwerte für die 1. Versuchshälfte (A, 2h)
Unterbrochene Linien: Mittelwerte für die 2. Versuchshälfte (B, 2h)
(N jeweils zwischen ca. 6 und 24)
(Aus: Meyer und Schaub, 1973)

wird. Die eingetragene Größe μ entspricht einer Konstanten, über deren Bedeutung viel geschrieben wurde (zusammenfassend bei Precht,1955; Farrel und Rose,1967; Richards,1958). Der Arrheniusplot ist nützlich für Vergleiche von Temperatureffekten auf verschiedene biologische Systeme. Es kann davon ausgegangen werden, daß Knickstellen, die bei mehreren linearen Bereichen auftreten,

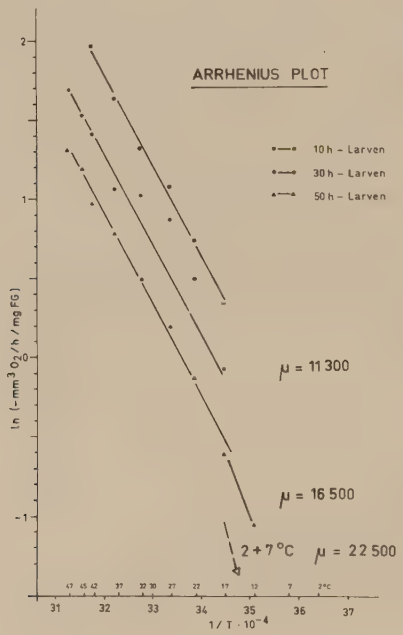


Abb. 6.3.-2: Callitroga macellaria: Sauerstoff-Verbrauch pro mg Frischgewicht
Mittelwerte: 1. Versuchshälfte (2h) A
(Aus Meyer, 1971)

mit einer qualitativen Änderung des Systems verbunden sind und besondere Ansatzpunkte für weiteres analytisches Arbeiten liefern (z.B. Stadium III, 17°C bei Callitroga). Absolute Aussagen lassen sich an Hand von μ-Werten nicht machen. Wanderlarven (Stadium IV und V) zeigen bei allen drei Arten eine relative Unabhängigkeit

von der Temperatur. Für Callitroga-Wanderlarven ergaben die Zahlen keine Gerade im Arrheniusplot.

Die Änderung des Gasumsatzes mit Steigerung der Temperatur läßt sich an Hand der Q_{10}-Werte (Tab. 6.3.-2) abschätzen:
Formel (1) für $10^{o}C$ Intervalle: $Q_{10} = K_{t+10}/K_t$;
Näherungsformel (2) für Intervalle ≠ $10^{o}C$: $\log Q_{10} = (10/T_2-T_1) \times \log (K_2/K_1)$

Tabelle 6.3.-2
Q_{10}-Werte

Art	Temp. (o_C)	Stadium I	II	III	IV	V
C.mac.+	2-12			8,75		
	7-17			6,76		
	12-22			2,54		
	17-27	2,08	2,54	2,24	2,37	1,77
	22-32	1,78	1,70	1,86	1,14	1,20
	27-37	1,74	1,23	1,81	1,71	1,07
	32-42	1,94	1,48	1,55	1,09	1,09
	37-47		1,32	1,68		
	Mittlerer Q_{10}					
	17-42	1,88	1,76	1,86	1,57	1,28
C.mac.	17-32	1,73	2,01	2,11	2,23	1,37
L.cupr.	17-32	-	2,15	2,04	1,31	1,60
C.vic.	17-32	1,90	-	1,61	1,37	1,46
C.mac.	12-22			2,54		
C.vic.	12-22	3,86	-	2,38		1,20
C.mac.	22-32	1,78	1,70	1,86	1,14	1,20
L.cupr.	22-32	-	1,80	1,81	1,29	1,51
C.vic.	22-32	1,52	-	1,49	1,70	1,59

Anmerkung: Bei L. cuprina und C. vicina entsprechen die angegebenen Temperaturstufen nicht wirklichen Meßpunkten
+: aus Meyer (1971)

Die Q_{10}-Werte für Callitroga sind bei niedrigen Temperaturen am größten und fallen mit steigender Temperatur (Ausnahmen sind vorhanden). Den höchsten Wert finden wir mit 8,75 im Bereich zwischen 2 und 12°C für die 50 h-Larven. Bei 2°C ist die Atmung praktisch vollkommen blockiert, verdoppelt sich bei 7°C und erreicht zwischen 7 und 12°C die größte Zuwachsrate. (Die Werte für Stadium III zwischen 2 - 12°C wurden aus zeichnerischen Gründen nicht in die Abb. 6.3.-1 aufgenommen.)

Die Angabe eines mittleren Q_{10} ist nur bedingt sinnvoll. Hier soll sie dazu dienen, die Unterschiede zwischen Freßlarven (Stadium I - III) und nichtfressenden Stadien (IV und V) zu verdeutlichen. Die mittleren Q_{10}-Werte für Callitroga liegen im gleichen Temperaturbereich (17-42°C) für die wachsenden Larven mit relativ hoher Stoffwechselrate hoch, für das Stadium V mit niedriger Stoffwechselrate am niedrigsten, während Stadium IV eine mittlere Stellung einnimmt.

Damit ein Vergleich auch zwischen den Arten möglich wird, wurde im Bereich zwischen 17 und 32°C der Q_{10} nach Formel (2) für alle 3 Arten berechnet. Im Prinzip bestätigt sich die für Callitroga gemachte Aussage.

Auffällig und damit interpretationswürdig sind die Werte für Stadium IV (Callitroga, 17-27 und 17-32°C), Stadium IV und V (Calliphora, 22-32°C) sowie für Lucilia-Stadium V. Der Wiederanstieg im O_2-Verbrauch des Stadiums V bei Lucilia könnte ursächlich mit dem - relativ zu den anderen Arten - sehr kurzen L3-Stadium zusammenhängen. Die herausragenden Werte für Callitroga und Calliphora finden eine andere Erklärung: So verändert für Callitroga-Stadium IV der Ausschluß des 17°C-Wertes, für Calliphora der Ausschluß des 33°C-Wertes und (Abb. 6.3.-1) für Callitroga-Stadium V der Ausschluß des 45°C-Wertes die Rate für die Temperaturabhängigkeit merklich. Die Werte für die einzelnen Temperaturstufen weichen dann nur noch um ca. 30-35% (A und B) von einem über den restlichen Temperaturbereich gebildeten Mittelwert ab. D.h. es gibt gewisse Toleranzgrenzen, deren Überschreiten die relative Unabhängigkeit von der Temperatur auch bei Wanderlarven aufhebt (s. auch Diskussion und Meyer, 1976 a). Callitroga-Stadi-

um IV, zwischen den 37°C-gezogenen Freßlarven und den 30°C-gezogenen Wanderlarven stehend, zeigt sich kältesensibel, das Stadium V hingegen hitzesensibel. Calliphora-Stadium V wiederum erweist sich auf Grund der niedrigen Zuchttemperatur als besonders wärmeempfindlich und reagiert bereits bei Temperaturen, die noch im Toleranzbereich der Callitroga-Wanderlarven liegen.

6.3.2. Abhängigkeit des Sauerstoff-Verbrauchs vom Alter bei verschiedenen Temperaturstufen

Bisher wurde der Sauerstoff-Verbrauch der verschiedenen Entwicklungsstadien zur Temperatur in Beziehung gesetzt. Die räumliche Darstellung (Abb. 6.3.-1) erlaubt auch, den O_2-Verbrauch bei verschiedenen Temperaturstufen optisch in Beziehung zum Alter zu setzen.

Für alle drei Arten gilt im allgemeinen, daß zumindest im Freßlarven-Stadium bei der jeweils gleichen Temperaturstufe die Atmung mit zunehmendem Alter sinkt (A). Für Callitroga-Freßlarven ist die Abhängigkeit O_2-Verbrauch/Alter zunächst (17 - 32°C) annähernd linear und wechselt ab 37°C in eine exponentielle Abhängigkeit, wie wir sie auch für Calliphora im ablesbaren Bereich finden. Für Lucilia fehlen die Angaben für das Stadium I, so daß eine Aussage über die Abhängigkeit O_2-Verbrauch/Alter für Freßlarven entfällt.

Wanderlarven sind oft nicht mit in die gesetzmäßige Abhängigkeit der drei anderen geprüften Stadien zwischen Atmung und Alter bei gleicher Temperaturstufe einbezogen. Zwei Kriterien sind dabei wohl in erster Linie entscheidend:

1. Kaltadaptierte Tiere erhalten bei gleicher Temperatur einen relativ höheren Stoffwechsel aufrecht als warmadaptierte Tiere (Lit. s. Diskussion).

2. Je höher die Stoffwechselrate, desto labiler das Stoffwechselgleichgewicht, desto größer die Reaktionsamplitude auf äußere Einflüsse.

Callitroga-Wanderlarven (28 - 30°C Zuchttemperatur) erhalten z.B. bei 17°C einen relativ höheren Stoffwechsel aufrecht als die Freßlarven (37°C-Zuchttemperatur). Die Calliphora-Freßlarven (23°C Zuchttemperatur) und die Lucilia-Freßlarven (30°C Zuchttemperatur) atmen bei 17°C wesentlich mehr als die Callitroga-Freßlarven.

Andererseits kann die Temperaturadaptation nicht allein ausschlaggebend sein, sondern aus diesen wie aus Versuchen an Callitroga-Larven zur Abhängigkeit von der O_2-Konzentration (Meyer, 1971) zeigt sich, daß die Stoffwechselrate eine große Rolle spielt. Die Wanderlarven besitzen im allgemeinen einen niedrigeren O_2-Verbrauch als die Freßlarven, entsprechend bleibt die Reaktion auf Umwelteinflüsse gering. Daß diese Aussage sich nur auf bestimmte Toleranzbereiche beziehen kann, wurde bereits früher erörtert.

6.3.3. Die Änderung des Sauerstoff-Verbrauchs während des Versuchsablaufs

In unserer Methodik unterscheiden wir zwischen 1. und 2. Versuchshälfte (A und B).

Die häufig in der Literatur gefundenen Umkehrpunkte des Sauerstoff-Verbrauchs bei hohen Temperaturen (Messungen liegen nur für Callitroga vor) treten nur unter B und sehr deutlich nur bei Stadium II (nach 42°C) und III (nach 45°C) auf. Stadium I übersteht die Messung während der 4 Versuchsstunden bei 45°C nicht. Für Stadium IV und V weist die Stoffwechselkurve keinen einheitlichen Trend auf.

Die Mittelwerte für A und B lassen bereits auf die Tendenz schließen, die dem Atmungsverhalten während des Versuchs zugrunde liegt (s. Abb. 6.3.-1: Die ausgezogenen Linien sind aus Mittelwerten für A, die unterbrochenen Linien aus Mittelwerten für B konstruiert.) Das Rechenprogramm gestattet eine regressionsana-

Tabelle 6.3.-3: Ergebnisse der Regressionsanalyse für die einzelnen Altersstufen (I bis V) (S. 168/169)

Anmerkung zu Tabelle 6.3.-3

Die Regressionskoeffizienten (b) geben die Steigung einer Geraden an, die durch die während des Versuchs in bestimmten, gleichen Zeitintervallen ermittelten Atmungswerte gelegt wird (O_2-Verbrauch pro mg Frischgewicht, pro Zeitintervall der Ablesung).

\- : Lineare Regression ist stat. unzulässig

+b : Der Sauerstoff-Verbrauch nimmt während des Versuchs ab

-b : Der Sauerstoff-Verbrauch nimmt während des Versuchs zu

b=O : Der Sauerstoff-Verbrauch ist während des Versuchs konstant

o : Die Regressionskoeffizienten für die 1. Versuchshälfte (A) und die 2. Versuchshälfte (B) sind gleich

Das Vorzeichen des Koeffizienten gilt unter der Voraussetzung, daß der Sauerstoff-Verbrauch für das Meßsystem eine verschwindende Größe darstellt und damit in den negativen Meßbereich fällt (s. Rechenprogramm-Beschreibung Meyer, 1971).

Callitroga macellaria

Temp. (°C)	I		II		III
	A	B	A	B	A
2					0
7					$-0,277 \times 10^{-3}$
12					-
17	0	0	$0,259 \times 10^{-3}$	$0,259 \times 10^{-3}$	-
22	0	0	-	-	$0,166 \times 10^{-3}$
27	0	-	$0,809 \times 10^{-3}$	$0,460 \times 10^{-3}$	$0,302 \times 10^{-3}$
30					
32	-	-	$0,169 \times 10^{-2}$	-	$0,372 \times 10^{-3}$
37	0	$0,205 \times 10^{-2}$	$0,945 \times 10^{-3}$	$0,945 \times 10^{-3}$	$0,590 \times 10^{-3}$
42	$0,129 \times 10^{-2}$	0	$0,238 \times 10^{-2}$	$0,913 \times 10^{-3}$	$0,100 \times 10^{-2}$
45			$0,277 \times 10^{-2}$	$0,277 \times 10^{-2}$	$0,110 \times 10^{-2}$
47			$0,770 \times 10^{-2}$	$0,249 \times 10^{-2}$	$0,186 \times 10^{-2}$

Callitroga

13			-	-	
15					
17					
22			0	0	$0,551 \times 10^{-3}$
27					$0,567 \times 10^{-3}$
30					
32			-	0	
35					$0,212 \times 10^{-2}$
37			0	0	0
42			$0,562 \times 10^{-2}$	0	$0,361 \times 10^{-2}$

Lucilia

15			$-0,173 \times 10^{-2}$	0	-
30			-	$0,948 \times 10^{-3}$	0
35			-	$0,141 \times 10^{-2}$	0

Calliphora

10	$-0,565 \times 10^{-3}$	-			-
15	-	-			
18			-	-	
23	$0,539 \times 10^{-2}$	$0,152 \times 10^{-2}$	0	$0,165 \times 10^{-2}$	$0,870 \times 10^{-3}$
28			-	$0,167 \times 10^{-2}$	
33	$0,823 \times 10^{-2}$	0			$0,162 \times 10^{-2}$

(Ergebnisse Meyer, 1971)

III	IV		V	
B	A	B	A	B
$0,159x10^{-3}$				
0				
$0,134x10^{-3}$				
-	0	$0,345x10^{-3}$	0	0
$0,166x10^{-3}$	$-0,418x10^{-3}$	$0,494x10^{-3}$	0	$0,531x10^{-3}$
$0,302x10^{-3}$	0	0	0	$0,768x10^{-3}$
	$0,501x10^{-3}$	$0,501x10^{-3}$	$0,390x10^{-3}$	$0,390x10^{-3}$
$0,372x10^{-3}$	0	$0,892x10^{-3}$	$0,840x10^{-3}$	-
$0,590x10^{-3}$	0	$0,128x10^{-2}$	$0,742x10^{-3}$	0
0	0	$0,790x10^{-3}$	$0,711x10^{-3}$	$0,711x10^{-3}$
$0,110x10^{-2}$	$0,198x10^{-2}$	-	$0,204x10^{-2}$	$0,788x10^{-3}$
$0,186x10^{-2}$				

macellaria

	$-0,695x10^{-3}$	-	-	0
	0	-		
-				
-				
			0	0
	-	0		
0				
0	$0,124x10^{-2}$	$0,124x10^{-2}$	-	0
0	0	0		

cuprina

-			$-0,800x10^{-3}$	0
$0,173x10^{-2}$	0	0		
$0,229x10^{-2}$	0	0		

vicina

0			0	0
	-	-		
0	0	0	0	0
0	-	0	$0,533x10^{-3}$	-

lytische Beschreibung des Atmungsverlaufs (s.u.). Aber bereits die statistische Prüfung der Mittelwerte des Sauerstoff-Verbrauchs für A ($O_{2\ A}$) und B ($O_{2\ B}$) zeigt, daß

im tiefen Temperaturbereich $O_{2\ A} \leq O_{2\ B}$

und im hohen Temperaturbereich $O_{2\ A} > O_{2\ B}$

ist. In Abb. 6.3.-1 ist diese Tatsache in den Überschneidungen der unterbrochenen und ausgezogenen Linien sichtbar. Besonders deutlich wird dies bei Stadium I und V von Callitroga sowie für Stadium II, IV und V von Lucilia. Die Ergebnisse erscheinen uns im Hinblick auf Regulationsvorgänge in Verbindung mit verschiedener Adaptation von Bedeutung (s. Diskussion).

In der Tabelle 6.3.-3 sind die Ergebnisse der Regressionsanalysen des Atmungsverhaltens während des Versuchsablaufs zusammengefaßt. Dabei wurde versucht, durch die während des Versuchs in bestimmten, gleichen Zeitintervallen ermittelten Atmungswerte eine Gerade zu legen. Mit Hilfe des Rechenprogramms wurde zunächst geprüft, ob es statistisch zulässig ist, eine Gerade für die Daten anzugeben, und ob die Steigung der Geraden sicher von Null verschieden ist bzw. gleich 0 ist. Weiter wurde geprüft, ob die Steigungskoeffizienten für A und B (1. und 2. Versuchshälfte) gleich sind. In diesem Falle sind die Regressionskoeffizienten (b) in der Tabelle gekennzeichnet (o).

b = 0 bedeutet, daß der O_2-Verbrauch für den untersuchten Zeitraum konstant ist. Ein negativer Koeffizient bedeutet, daß der Sauerstoff-Verbrauch während des Versuchs zu-, ein positiver, daß er abnimmt (s. Anmerkung der Tab. 6.3.-2).

Die Regressionskoeffizienten zeigen als Trend folgende Gesetzmäßigkeit:

1. mit steigender Temperatur wächst der Regressionskoeffizient (oder bleibt gleich) sowohl für A als auch für B und für alle 5 Altersstufen.

$b_{(t)} \geq b_{(t-1)}$ t = Temperaturstufe

2. Unter B ist der Regressionskoeffizient kleiner als unter A oder gleich dem unter A.

$$b_{(A)} \geqq b_{(B)}$$

3. Die Regressionskoeffizienten für Stadium II von Callitroga sind größer als für Stadium III bei der entsprechenden Temperaturstufe.

$$b_{(II)} > b_{(III)} \quad \text{(Callitroga)}$$

Ausnahmen sind vorhanden, die aber im Verhältnis zu den jeweils bald 60 Meßgruppen gering erscheinen.

Einige dieser aus der Reihe fallenden Werte scheinen uns von besonderem Interesse: Im Hinblick auf mögliche Regulationsvorgänge während des Versuchs ist es wesentlich, daß bei Stadium IV (Callitroga, 22°), Stadium III (mindestens bei 7°, für 12 und 17° war lineare Regression unzulässig) sowie für Stadium V bei Lucilia (15°) und Stadium I bei Calliphora (10°) negative Regressionskoeffizienten auftreten. Negative Koeffizienten bedeuten hier eine Zunahme im O_2-Verbrauch während des Versuchs, die im Falle von Temperaturregulationsvorgängen beim Einbringen der Tiere von hohen in niedrige Temperaturen auch gefordert werden müßte.

Solche Zunahmen des O_2-Verbrauchs zeigten sich auch bei eigenen Versuchen mit Callitroga beim Vergleich der Mittelwerte beider Versuchshälften (s. a. Tab. 6.3.-1). Zwar waren die Differenzen nicht statistisch gesichert, aber der Trend des Atmungsverlaufs konnte wahrscheinlich auf Grund der erfolgten Belüftung bei Stadium II (13°C), den 58 h-Larven (ca. Stadium III (17°C), Stadium IV (15°C) und Stadium V (15°C) gegenüber den Versuchen von Meyer umgekehrt werden. Bei Stadium IV ergab sich ein negativer Regressionskoeffizient.

6.4. Diskussion des Atmungsverhaltens in Beziehung zu Temperaturadaptation und Regulation

Die mitgeteilten Ergebnisse entsprechen in wesentlichen Teilen vergleichbaren Angaben über die Beziehung zwischen Sauerstoff-Verbrauch und Temperatur einerseits und Sauerstoff-Verbrauch und postembryonaler Entwicklung andererseits (vgl. Lit.-Zitate der Einleitung sowie Edwards, 1953; Altmann und Dittmer, 1971). Nach unserer Kenntnis wurde bisher zumindest bei Insekten dem Atmungsverlauf während der Versuchszeit keine große Bedeutung beigemessen. Die von uns ermittelten Daten sprechen aber dafür, daß die Kenntnis der Atmungskinetik während des Versuchs bei verschiedenen Temperaturstufen Aufschluß über Regulationsvorgänge wie auch evtl. über Adaptationserscheinungen geben kann.

Inkonstanter Sauerstoff-Verbrauch während des Versuchs kann u.a. folgende Ursachen haben:

1. Hungereffekt: Er spielt für unsere Versuche im Stadium IV und V a priori und in den anderen Stadien sicherlich auch keine bedeutende Rolle, da die reservestoffarmen Stadien I am ehesten betroffen sein müßten. Entgegen dieser Erwartung sind aber z.B. im Stadium I bei Callitroga die Regressionskoeffizienten, wenn Regression zulässig war, überwiegend 0.

2. "Settling-down"-Effekt: Gegen eine wesentliche Rolle dieses Effekts bei unserer Meßanordnung spricht nicht nur die Konstanz der Atmung (b=0) v.a. wieder im Stadium I, aber auch IV und V in bestimmten Temperaturbereichen, sondern ein sogar gegenläufiges Atmungsverhalten (s. aber Diskussion 5. weiter unten). Bei noch nicht voll ausgewerteten Atmungsversuchen konnte die Bewegung der Larven durch eine Narkose mit Cyclopropan (Winteringham, 1960) ausgeschaltet werden. Das mit Hilfe eines "Longators" (Firma Braun Melsungen) - zur automatischen Registrierung von Gasänderungen - über 10h erfaßte zeitabhängige Atmungsverhalten zeigt ebenfalls bei einer tieferen Temperatur zeitweilig eine Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs.)

3. Sauerstoff-Konzentration im Versuchsgefäß: Sie spielt eine

ganz erhebliche Rolle v.a. bei Stadium II und III (Callitroga), bei denen die Absolutkonzentration, wie dies rechnerisch erfaßt wurde, während des Versuchs stark abnimmt. (Über die Abhängigkeit der Callitroga-Freßlarven und Wanderlarven von der O_2-Konzentration s. Meyer, 1971.)

4. Bei hohen Temperaturen muß mit irreversiblen Plasmaschädigungen gerechnet werden (45°C sind für Stadium I von Callitroga z.B. letal)(s.a. Cloudsley-Thompson, 1970).
Subletale, extreme Temperaturen können nach Welbers (1976) durch Änderungen der circadianen Rhythmik der Stoffwechselrate, der Bewegungsaktivität und des Freßverhaltens eventuell Regulationen vortäuschen (s. Dehnel und Segal, 1956).

5. Regulation und Adaptation:
Insekten besitzen wie viele andere Invertebraten eine Fähigkeit zur Adaptation, Akklimatisation und Thermoregulation (Def. s. Kap. 9.1).Die Problematik wurde von Bullock (1955), Precht (1955), Prosser (1964, a, b; 1967), Rose (1967) und Whittow (1970) unter jeweils verschiedenen Gesichtspunkten zusammengefaßt. Nach Precht (1955) gibt es 5 verschiedene Adaptations-(≙Regulations-) Typen (s. Abb. 6.3.-3)

I. Überadaptation
II. vollständige Adaptation
III. unvollständige Adaptation (häufigster Typ)
IV. keine Adaptation
V. reverse Adaptation

Die Prüfung, ob dieser oder jener Typ vorliegt, erfolgt mit verschieden akklimatisierten Organismen (Precht, 1955) bzw. durch Überführung von einer Temperatur zur anderen. Ein anderer, evtl. weniger aufwendiger Weg, der zudem mit zusammen aufgezogenen Organismen erfolgen kann, ist die Untersuchung der Meßgröße in Abhängigkeit von der Versuchszeit bei verschiedenen Temperaturen. Er hat zudem den Vorteil, daß die Kinetik der Regulation miterfaßt wird. Abb. 6.3.-3 soll das Prinzip klären, für den Fall, daß eine positive Temperaturabhängigkeit besteht, wenn der Organismus einer schnellen Temperaturänderung ausgesetzt wird. O entspricht

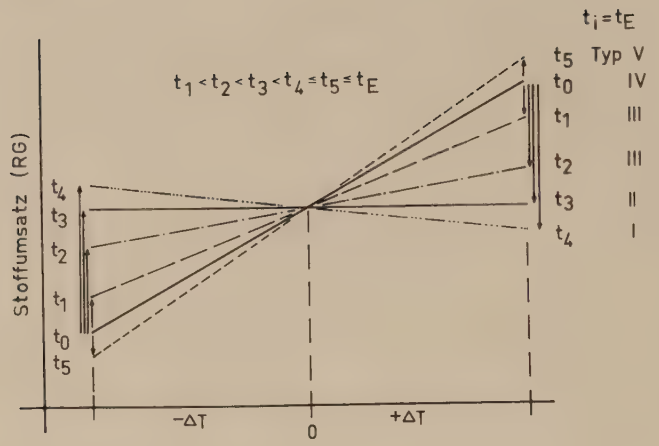


Abb. 6.3.-3: Der Einfluß der Temperaturänderung auf den Stoffwechsel (Reaktionsgeschwindigkeit (RG) in Abhängigkeit von der Zeit (Regulation).

Typ I - V nach Precht (1955), veränderte Darstellungsweise. 0 entspricht der Standardtemperatur (Adaptationstemperatur, langfristige Akklimatisationstemperatur), bei der der Standardstoffwechselwert aufrechterhalten wird.

t_0 = Zeitpunkt, sofort nach der Temperaturänderung

t_i = Folgezeiten

t_E = Zeitpunkt, nach dem sich der Stoffwechselwert nicht mehr ändert

(Aus Meyer, 1971)

einer Temperatur, bei der der Standardleistungswert (s.u.) aufrechterhalten wird. Eine Temperaturänderung bewirkt eine sofortige Änderung des Leistungswertes (= Stoffwechselwert, Meßgröße, Reaktionsgeschwindigkeit - RG -) bei t_0. In Abhängigkeit von der Zeit t_1, t_2 ... werden bei funktionierenden Regulationsmechanismen neue Leistungswerte erreicht (Typ I-III, V) oder aber es liegt Typ IV vor. t_E ist die Zeit, nach der sich RG nicht mehr ändert. Wenn ein Leistungswert entsprechend $t_1 = t_E$ erreicht wird, liegt Typ III vor, und ist bei t_E gerade der Leistungswert zu t_3 ent-

sprechend dem Standardleistungswert erreicht, so konnte der Organismus die Temperaturänderung vollständig kompensieren (Typ II) usw.. Typ V (reverse Regulation) ist durch den umgekehrten Pfeil symbolisiert. Der Leistungswert entspricht dem bei $t_5 = t_E$. (RG_o, Standardstoffwechselwert, Standardleistungswert).

Der Stoffwechselwert (RG_o) muß den Energieaufwand decken, der zur Erhaltung von Struktur und Leistungsbereitschaft sowie der dem Entwicklungsstadium entsprechenden Leistungen (z.B. Wachstum, Aufbau von Reservestoffen, Metamorphose, Aufbau von Keimzellen etc.) notwendig ist. Grundsätzlich ist anzunehmen, daß sich dieser Energieaufwand bei Tieren unterschiedlicher geographischer Breite (polarer und tropischer Gebiete) und unterschiedlicher Mikroklimate (zonale Gliederung der Biotope, z.B. Strand, Ufer, Gebirge usw.) nicht wesentlich unterscheidet bzw. weniger, als es der Temperaturdifferenz entspricht. Schon Krogh (1916) forderte teleologisch, daß Tiere polarer und tropischer Gebiete sich in ihrer Aktivität kaum unterscheiden dürften: Bei der exakten Prüfung dieses Phänomens treten Schwierigkeiten auf, v.a. wenn man Tiere dem natürlichen Milieu entnimmt, ohne Entwicklungszustand, Ernährungszustand etc. genau zu kennen (s. Bullock, 1955; Scholander et al, 1953 b). Insofern eignen sich Callitroga-Freßlarven und Wanderlarven, die unter kontrollierten Bedingungen züchtbar sind und deren Temperaturadaptation in beiden Entwicklungsstadien offenbar verschieden ist, besonders zur Prüfung von Adaptation und Regulation. Allerdings unterscheiden sich diese beiden Entwicklungsphasen auch physiologisch, so daß es notwendig wird, die gefundenen Phänomene auch mit Daten verschieden adaptierter Arten, wie dies Lucilia und Calliphora sicher sind, zu vergleichen.

Korrigiert man die bei der Zuchttemperatur gefundenen Atmungswerte mit einem Faktor für die Entwicklungszeit, so sind die Abweichungen in den einzelnen Freßlarvenstadien minimal. Da auch die Größenverhältnisse ähnliche Proportionen ergeben, sollen diese Ergebnisse einer späteren Analyse vorbehalten bleiben.

Nach dem in Abb. 6.3.-3 dargestellten Sachverhalt müssen sich, wenn Temperaturregulationsvorgänge vorhanden sind, in Abb.

6.3.-1 die ausgezogenen und unterbrochenen Linien kreuzen, d.h. Bereiche existieren, in denen im tiefen Temperaturbereich der Stoffwechsel zunimmt ($O_{2\ A} < O_{2\ B}$) und im hohen Bereich der Stoffwechsel abnimmt ($O_{2\ A} > O_{2\ B}$). In Umkehrung der Ableitung von Abb. 6.3.-3 muß dann der Kreuzungspunkt der "Standardtemperatur" entsprechen. Tatsächlich zeigt das Stadium I von Callitroga einen Kreuzungspunkt analog Abb. 6.3.-3 bei ca. 29°C, Stadium V bei ca. 18,5°C. Für Stadium IV müssen die Ergebnisse der Regressionsanalyse berücksichtigt werden (Tab. 6.3.-3). Wahrscheinlich liegt die Standardtemperatur zwischen 22 und 27°C oder bei 27°C. Dies entspricht aber gerade der Tatsache, daß Stadium I hohen und Stadium V niedrigen Temperaturen angepaßt ist, während man in Stadium IV ein Übergangsstadium sehen muß.

Für Lucilia liegen die so gefundenen Kreuzungspunkte für Stadium II, IV und V zwischen ca. 18,5 und 22°C, d.h. Freßlarven und Wanderlarven unterscheiden sich kaum in der Standardtemperatur, sie sind gleich angepaßt. Calliphora mit der niedrigsten Zuchttemperatur besitzt zumindest im Stadium I einen deutlichen Kreuzungspunkt bei ca. 12°C und damit tiefer als bei Lucilia und Callitroga. Calliphora-Stadium III und V - bei II und IV liegen keine Messungen unter 15°C vor - zeigt bei 10°C eine schwache, in der Zeichnung Abb. 6.3.-1 nicht darstellbare Zunahme im O_2-Verbrauch während des Versuches, so daß auch hier mit Standardtemperaturen im Bereich zwischen 10 und 12°C gerechnet werden muß. Es könnte sein, daß bei diesen tiefen Temperaturen nach den Vorstellungen, die in Abb. 6.3.-3 dargestellt sind, die Zeit für eine Regulation des Stoffwechsels zu kurz war.

Es läßt sich also eine Relation zwischen der Temperatur, an die die Tiere gewöhnt sind, und der "Standardtemperatur" sehr deutlich zeigen. Es ist aber nicht anzunehmen, daß diese gefundenen "Standardtemperaturen" bereits mit den gesuchten "Standardtemperaturen", d.h. den Temperaturen, bei denen der Stoffwechsel seine Gleichgewichtslage nicht ändern muß, völlig identisch sind. Die hier angedeutete Methode bedarf also der weiteren Analyse. So müssen z.B. störende Einflüsse bei der Messung selbst eliminiert werden. Für die Stadien II und III von Callitroga ist z.B.

bei den Versuchen von Meyer kein exakter Kreuzungspunkt festzulegen, weil Regulationseffekte durch andere Faktoren, v.a. die abnehmende Sauerstoff-Konzentration im Gefäß und damit im Zusammenhang stehende Reaktionen, überlagert werden. Bei den eigenen Versuchen wurde deshalb durch Belüften der Gefäße in regelmäßigem Abstand versucht, die abnehmende O_2-Konzentration zu kompensieren und so weitgehend auszuschließen. Zumindest scheint dies für Lucilia z.T. gelungen. In jedem Falle wäre aber eine Meßmethode mit konstantem Sauerstoff-Druck vorzuziehen.

Bei einer genauen Festlegung der Standardtemperatur müßte auch berücksichtigt werden, daß bei Temperaturstufen im kalten Bereich die Regulationsvorgänge auf Grund der Temperaturabhängigkeit auch dieser Vorgänge wahrscheinlich langsamer erfolgen als im hohen Bereich.

Eine der schwierigsten Fragen in diesem Zusammenhang scheint das Problem der Bewegung zu sein. Bei diesen Messungen wurde bewußt darauf verzichtet, künstlich induzierten Ruhe-, d.h. Erhaltungsstoffwechsel zu messen. Es könnte durchaus sein, daß ein Teil der gemessenen Veränderungen Ausdruck von Regulationen der Aktivität sind. So finden z.B. Newell und Northcroft (1967), daß der Aktivitätsstoffwechsel ungefähr dem Arrheniusgesetz folgt, nicht aber der Ruhestoffwechsel. Sie berücksichtigen aber in keiner Weise den Faktor Zeit während der Messung, sondern setzen die niedrigsten Raten jeweils gleich dem Ruhestoffwechsel. Erst eine Methode, die es erlaubt, Ruhe- und Aktivitätsstoffwechsel durch gleichzeitige Registrierung der Aktivität evtl. auch sofort nach dem Temperaturwechsel und unter Berücksichtigung der zeitlichen Änderung der Atmung während des Versuchs festzustellen, könnte hier die Entscheidung bringen.

Möglichkeiten hierzu bieten vielleicht "infra-red-gas-analyser" (Hamilton, 1959) bzw. Ultrarotabsorptionsschreiber (URAS; Kestler, 1971), die aber offensichtlich bisher nur für Messungen an größeren Insekten geeignet sind, und die gaschromatographische Analyse (Mitchell, 1975).

Für die Bestimmung der Standardtemperatur ist es sekundär, welche Regulationsmechanismen gemessen werden, solange nur die verschiedene Temperaturakklimatisation (Adaptation) erkennbar bleibt. Aktivitätsmaxima, wie Flugbewegungen, sind natürlich hier ausgespart. Die Diskussion wird unter Kap. 7 weitergeführt.

6.5. Zusammenfassung:

Bei den drei Calliphoriden Callitroga macellaria (Fabricius), Lucilia cuprina (Wiedemann) und Calliphora vicina Rob.-Desvoidy wurde bei 3 (2) Larvenstadien und 2 Wanderlarvenstadien der Sauerstoff-Verbrauch bei jeweils 3 (4) Temperaturstufen gemessen (Warburg-Methode) und unter Einbeziehung der umfangreichen Untersuchungen von Meyer (1971) an C. macellaria (Temperaturbereich 2 (17) - (42, 45) 47°C) dargestellt (Abb. 6.3.-1).

1. Die Reaktion der Freßlarvenstadien auf Temperaturänderungen ist im allgemeinen größer als die der Wanderlarven. Die Ursache hierfür wird einerseits in der Temperaturadaptation, andererseits in der Stoffwechselrate selbst gesucht (Tab. 6.3.-1).

2. Bei einer bestimmten Temperaturstufe ist der Stoffwechsel der "kalt"-adaptierten relativ höher als der der "warm"-adaptierten Entwicklungsstadien bzw. Arten.

3. Bei einer bestimmten Temperaturstufe nimmt der O_2-Verbrauch im allgemeinen mit zunehmendem Alter ab.

4. Vergleiche von Werten des O_2-Verbrauchs der 1. und 2. Versuchshälfte sowie die Ergebnisse der regressionsanalytischen Untersuchung des Atmungsverlaufs während des Versuchs (Tab. 6.3.-3) lassen auf Regulationsvorgänge schließen. Diese spiegeln die verschiedenen Zucht-Temperaturen von Freßlarven und Wanderlarven bei C. macellaria bzw. der anderen Arten wider.

5. Es wird eine Methode zur Bestimmung von Standardtemperaturen mit Hilfe von Atmungsmessungen diskutiert.

7. Gesamt-Diskussion

Da bei Insekten durchaus eine zeitweilige Unabhängigkeit von der Außentemperatur vorliegen kann, werden sie in letzter Zeit (vergl. Wieser, 1973a) häufiger als "Ectotherme" (Cowles, 1940, 1947, 1962) bezeichnet und nicht mehr als "Poikilotherme". Gegenüber den endothermen (oder homoiothermen) Organismen haben diese Tiere andere Wirkungsmechanismen für ein Überleben in wechselnden Temperatur-Milieus entwickelt. Sie besitzen nicht oder nur in beschränktem Maße und in engeren Temperaturgrenzen die Fähigkeit, ihre Körpertemperatur auf einem bestimmten, von der Außentemperatur unabhängigen Niveau zu halten. Nach Cloudsley-Thompson (1970) treten bei Insekten neben langfristigen Adaptationen (genetisch fixierten Rassenbildungen) zwei Arten von Mechanismen auf, die ihnen ein Überleben bei wechselnder Temperatur ermöglichen. Diese Mechanismen können nur innerhalb bestimmter, durch die Adaptation genetisch festgelegter Grenzen wirken (s. dazu Herter, 1953; Precht et al, 1955, 1973; Cloudsley-Thompson, 1970; Wieser, 1973a; Bursell, 1974)

1. Verhaltensweisen (behavioral mechanisms): sie können
   a) helioregulatorisch (Karl, 1968), d.h. durch gezielte Absorption der Sonnenwärme, die Körpertemperatur regulieren (s. Bodenheimer, 1931; Heath, 1967; weitere Literatur bei Precht, 1955; Jankowsky, 1973);
   b) bestimmte Temperaturen meiden bzw. andere aufsuchen.

2. Physiologische Mechanismen: Diese können die Tiere befähigen:
   a) bestimmte Temperaturen (v.a. Temperaturextreme) in einem mehr oder weniger aktiven Zustand zu ertragen (ein auffallendes Beispiel liefert Boreus westwoodi (L.) (Mecoptera) (Somme und Östbye, 1969), bei der die "Kälte-Koma-Temperatur" mit dem Unterkühlungspunkt fast identisch ist);
   b) der Temperaturänderung entgegenzuwirken, wobei dies A) kurzfristig durch eine Regulation der Körpertemperatur mit Hilfe der Transpiration oder Stoffwechselwärme (chemoregulatorisch) geschehen kann (Zusammenfassung s. Precht et al, 1955, 1973; Heinrich, 1973) oder

B) durch eine meist längerfristige Regulation des Metabolismus auf ein neues Temperatur-Niveau (Akklimatisationsvorgänge), was v.a. bei wasserlebenden Organismen eine große Rolle spielt (vergl. Hochachka, 1966, 1968, 1973; Prosser, 1967a; Vernberg und Vernberg, 1970; Somero und Hochachka, 1971; Behrisch, 1973; Wieser, 1973b; Somero, 1969, 1975).

Im folgenden sollen die Beziehungen dieser Mechanismen (soweit sie von mir untersucht wurden) und ihre Beeinflussung durch Adaptation und Akklimatisation diskutiert werden.

Die Adaptation spiegelt sich im Verbreitungsgebiet wider, wobei v.a. ein saisonales Auftreten wichtige Rückschlüsse erlaubt. Dies wird für die drei untersuchten Arten aus den in Kap. 2.1. zusammengetragenen ökologischen Daten deutlich. Nach Deonier (1942) entwickeln sich Populationen von C. macellaria sehr stark bei mittleren Temperaturen über 21 bis 26°C, während die Populationen von L. cuprina bei solchen Temperaturen abnehmen. Cushing und Parish (1938) fingen in Texas alle drei Arten (L. cuprina und C. vicina aber nur in geringer Anzahl). Hierbei trat C. macellaria sehr häufig in den heißen Monaten auf, L. cuprina dagegen in den Monaten davor. C. vicina fand sich in den kühlsten Monaten bei durchschnittlichen Temperaturen von ca. 10°C, ist also relativ kältebedürftiger.

Diese Angaben resultieren aber aus Fallenfängen von Imagines. Demgegenüber liegen für eine gleichgelagerte Adaptation von Larven nur wenige Hinweise vor. So sind die Larven von C. macellaria und L. cuprina eher höheren Temperaturen ausgesetzt, da bei ihnen ein fakultativer Parasitismus viel häufiger auftritt als bei C. vicina mit fast ausschließlich saprophager Lebensweise. Neben Unterschieden im jahreszeitlichen Auftreten von C. macellaria und L. cuprina könnte auch ein differierendes Verhalten am Ort des Befalls, wo sich die Larven von C. macellaria in den Wunden (Knipling und Travis, 1937), diejenigen von L. cuprina aber v.a. in der Wolle aufhalten (Fiedler, 1951), eine niedrigere Umgebungstemperatur bei letzteren bewirken. Ob dieses Verhalten von L. cuprina v.a. temperaturabhängig ist, kann nicht beurteilt

werden. Auffallend ist aber hierbei, daß nach Fiedler (1951) die beste Entwicklung der Larven von L. cuprina bei einer Fütterung mit Fleisch erfolgt.

Bei einem Befall von Kadavern sind uns keine Angaben über artbedingte unterschiedliche Verteilungen bekannt. Die Messungen von Deonier (1940) zeigen jedoch, welchen großen Bereich der Temperaturgradient im Kadaver umfassen kann.

Für unsere Versuche standen uns also mit diesen drei Calliphoriden Arten zur Verfügung, die sich in ihrer Temperaturadaptation - infolge ihrer natürlichen Lebensweise bzw. jahrelanger Zucht bei definierter Temperatur, welche der natürlichen Adaptation entsprach - sicher bei den Imagines und wohl auch bei den Larven unterschieden. Da aber gerade die Larven starke wirtschaftliche Schäden verursachen, war ihre unterschiedliche Adaptation genauer zu untersuchen.

A) Kälteresistenz:

Die Verbreitung einer Art wird sehr häufig durch die Temperatur-Resistenz bedingt, wobei eine Akklimatisation nur in gewissen Grenzen möglich ist. Durch die Einbeziehung von Tieren, die nach der Eiablage bei einer tieferen Temperatur (23°C) aufgezogen wurden, konnten mögliche Auswirkungen einer Akklimatisation erfaßt werden. (Außerdem war so ein Vergleich aller drei Arten bei der gleichen Akklimatisations-Temperatur möglich.)

Unterkühlungspunkt und Ökologie:

Der Unterkühlungspunkt bestimmt nach Meinung vieler Autoren (Zusammenfassung s. Salt, 1961c, 1964b; Asahina, 1966, 1969) die Kälteresistenz der Organismen, welche nicht schon durch Temperaturen über dem Gefrierpunkt abgetötet werden und bei denen keine Gefrierresistenz vorliegt. Unsere Untersuchungen zeigen aber bei keinem Stadium eine Korrelation zwischen dem Unterkühlungspunkt und der Adaptation bzw. der Akklimatisation. In vielen Altersstufen besitzt sogar eine der 23°C-Aufzuchten den höchsten Unterkühlungspunkt. Bei gefrierempfindlichen Organismen (denen die Larven und Adulten der untersuchten Calliphoriden eindeutig zuzuordnen sind) ist also nicht unbedingt eine Beziehung von

Unterkühlungsfähigkeit und Ökologie der Tiere vorhanden. Das Fehlen einer solchen Beziehung wurde u.a. auch von Hanec und Beck (1960) und Cloudsley-Thompson (1973) beschrieben. (Die von letzterem durchgeführte Zuordnung der Orthopteren zur Gruppe der Gefrierresistenten erscheint uns aber nicht berechtigt, da der Gefriervorgang bei seinen Untersuchungen wohl kaum abgeschlossen war (s. auch Cloudsley-Thompson, 1970).) Cloudsley-Thompson fand ebenfalls (1973) bei tropischen Insekten relativ tiefe UP, was wie bei unseren Ergebnissen durch einen Vergleich mit der Unterkühlungsfähigkeit von Arten der gleichen Familie aus der gemäßigten Klimazone noch deutlicher wird. Seine Folgerung, der Unterkühlungspunkt habe eine taxonomische Bedeutung, erscheint uns aber zu weitgehend. Bei unseren Ergebnissen zeigt sich eine sehr starke Abhängigkeit der Unterkühlungsfähigkeit von der Entwicklung, für die wohl u.a. die Nahrungsaufnahme verantwortlich ist. Auch bestimmte Metamorphoseschritte können hierbei einen starken Einfluß ausüben.

Durch diese Unterschiede von Adaptation und Unterkühlungsfähigkeit entstanden Zweifel, ob mit diesen Bestimmungen die Resistenz der Calliphoriden gegenüber tiefen Temperaturen erfaßt worden war. Da auch noch die Abnahme der Unterkühlungsfähigkeit im Verlauf der Freßlarvenentwicklung im Gegensatz zu theoretischen Überlegungen (Meyer, 1976a) nach Untersuchungen der Hitzeresistenz stand (Meyer, 1976b), sollte exemplarisch an einer Art direkt die Kälteresistenz bestimmt werden (unter Einbeziehung der 23°C-Aufzucht).

Unterkühlungspunkt und Kälteresistenz:

Vor einem Vergleich der ermittelten Werte sollte darauf hingewiesen werden, daß diese nicht direkt auf die natürlichen Verhältnisse übertragbar sind. Bei beiden Temperatur-Parametern spielt die Zeit eine entscheidende Rolle. So starben bei der Bestimmung der Kälteresistenz an Larven von Musca domestica nach 2 Tagen Expositionszeit (bei 2,5°C) 19% der Tiere vor der Verpuppung, nach 4 Tagen 60% und nach 8 Tagen 100% (Somme, 1961). Bei Unterkühlungspunktbestimmungen an der "wheat stem sawfly" Cephus cinctus Nort. fand Salt (1966c) pro 0,53°C Temperatur-

anstieg eine Verdoppelung der Zeit, die zum Gefrieren von 50% der Larven bei der jeweiligen konstanten Temperatur benötigt wurde (s. Kap. 4.4.). Die ermittelten Meßgrößen besitzen in beiden Fällen also nur eine relative Bedeutung.

Auch bei der Kälteresistenz zeigten sich wieder starke Abhängigkeiten vom Alter, v.a. während der Freßlarvenentwicklung. Hierbei trat jedoch gegenüber den Unterkühlungspunkten ein genau entgegengesetzter Kurvenverlauf auf. Die jüngsten Larven waren am sensibelsten, ohne daß (mit sehr wenigen Ausnahmefällen) gefrorene Tiere zu erkennen waren.

Es fanden sich ferner ebenfalls bei den Larven, die sich noch fortbewegen konnten, sehr viele Tiere, die vor dem Abschluß der Freßlarvenentwicklung starben bzw. bei den Wanderlarven eine starke Störung der weiteren Entwicklungsschritte zeigten. Auch bei den von uns untersuchten, gefrierempfindlichen Organismen können also vor dem Erreichen des Unterkühlungspunktes und nicht erst durch den Beginn des Gefriervorganges solche nicht sofort erkennbare Schädigungen auftreten, die erst im Verlauf der weiteren Entwicklung letal wirken.

Der Einfluß der Akklimatisation auf die Kälteresistenz ist v.a. bei den Wanderlarven zu erkennen. Bei ihnen traten bei einer Akklimatisation an eine Temperatur von 23°C nur noch in bedeutend geringerem Ausmaß Störungen der weiteren Entwicklung auf (kein korrelierbarer Einfluß beim Unterkühlungspunkt). Da nach Mackerras (1933) und Foster et al (1975) bzw. Vinogradova und Zinovjeva (1972) und Vinogradova (1974) aber bei L. cuprina und C. vicina v.a. in diesem Stadium die Überwinterung erfolgt, besteht die Möglichkeit, daß niedrige Herbsttemperaturen eine Verstärkung der Kälteresistenz einleiten.

Der fehlende Bezug des Unterkühlungspunktes zur Ökologie dieser Tiere zeigt sich auch darin, daß nach Ring (1972) bei Diapause-Larven keine Verstärkung der Unterkühlungsfähigkeit auftritt. (Untersuchungen zum Einfluß auf die Kälteresistenz sind uns bei Diapause-Dipteren-Larven nicht bekannt, dürften aber u.a. wegen der niedrigeren Stoffwechselrate eine positive Korrelation aufweisen). Artunterschiede der Letalitätsquote nach der Überwin-

terung, die sich z.B. in einer unterschiedlichen Verbreitung der Art widerspiegeln, dürften also v.a. durch Differenzen der Kälteresistenz (genetisch fixiert), nicht aber der Unterkühlungsfähigkeit hervorgerufen werden.

Diese Beispiele des gegensätzlichen Verhaltens von Kälteresistenz und Unterkühlungspunkt zeigen in Übereinstimmung mit den Arbeiten von Hanec und Beck (1960) und Cloudsley-Thompson (1973), daß letzterer nur in wenigen Fällen ein Maß für die Kälteresistenz darstellen dürfte, bei den anderen Arten aber evtl. Hinweise über den Entwicklungszustand (oder die Zusammensetzung der Nahrung (Powell, 1976)) liefern kann. Auch bei einer Übereinstimmung von Ökologie und Unterkühlungspunkt ist zu prüfen, ob schon bei Temperaturen über dem letzten - v.a. während der weiteren Entwicklung - letale Schädigungen auftreten.

B) Regulation des Metabolismus:

Die "Standardtemperaturen", soweit sie bestimmbar waren, spiegeln zwar die relativen Temperaturansprüche der 3 Arten wider, nicht aber die absoluten. Die gesuchte "Standardtemperatur" liegt offensichtlich um ca. 10°C höher, da die Adaptationstemperaturen mit den Thermopräferenda (zumindest der Freßlarven) übereinstimmen. Der Grund für die Abweichung ist unklar. Selbst eine Berücksichtigung der verschiedenen Regulationsgeschwindigkeiten (Q_{10}-Gesetz) bei tiefer und hoher Temperaturstufe kompensiert diese Differenz nicht. Da sich die Kreuzungspunkte unabhängig vom Adaptationstyp (s. Kap. 6,Abb.6.3.-3) ergeben, läßt sich auch nicht eine unvollständige Regulation, die sowohl bei der höheren wie bei der tieferen Temperaturstufe wirksam sein müßte, ins Feld führen. Ganz sicher liegen hier neue Ansatzpunkte für Fragen der Regulationsfähigkeit der Insekten überhaupt, die aber nur mit besseren Methoden (s. Kap. 6.4.) angegangen werden könnten.

Bisher ist über das kurzfristige Regulationsverhalten von Ectothermen nur wenig bekannt. Zwar sind wiederholt sog. Plateaus in Atmungs-Temperatur-Kurven ausgewiesen worden (bzw. Abweichungen - zumindest in bestimmten Temperaturbereichen - vom Arrheniusgesetz konstatiert worden), ohne daß die Entstehung dieser

Bereiche aber genau analysiert worden wäre.

Zur Verdeutlichung der möglichen Entstehung solcher Plateaus sollen die Atmungswerte der 2. Versuchshälfte (B) (s. Abb. 6.3.-1) der 10h-Larven von Callitroga zwischen 27° und 32°C dienen. Infolge des kompensatorischen Atmungsverhaltens in entgegengesetzter Richtung bei beiden Temperaturstufen entsteht ein Plateau (Meyer, 1971, 1976a; vergl. Wieser, 1973a). Ähnliches finden auch Keister und Buck (1961) für die 3. Versuchsstunde (Beispiel s. Meyer, 1971) bei Phormia regina, ohne dafür eine Erklärung zu besitzen.

Oft wurden diese Plateaus (o.a. Minimumbereiche) im Bereich der Zuchttemperatur gefunden oder stimmten mit den Bereichen der Thermopräferenda ungefähr überein. Erwähnt seien Arbeiten von Zenjakin (1938), Herter (1941), Allen (1959), Schmidt (1955, 1956), Newell und Northcroft (1967). Nach Schmidt (1955, 1956) und Schulze (1959) findet sich bei diesen Untersuchungen auch noch eine Übereinstimmung mit dem Bereich der Transpirations-Regulation, wobei das Thermopräferendum an der oberen Grenze der Regulations-Bereiche liegt. Newell und Northcroft (1967) scheinen die Unabhängigkeit (s.a. Kap. 6.4.) des Erhaltungsstoffwechsels von der Temperatur im weiten Bereich für Tiere der Gezeitenzone nachzuweisen. Mit ihren Methoden, jeweils den Minimumstoffwechsel als Erhaltungsstoffwechsel zu bezeichnen, scheinen sie die kurzfristigen Regulationen völlig zu verkennen. Als Erklärung sei nochmals auf Abb. 6.3.-3 verwiesen. Man betrachte nur die Kurve bei t_0 und t_3 (Parallele zur Abszisse). Werden nur die Minimumwerte gewählt, so entsteht oberhalb des Gleichgewichtswertes O eine Parallele zur Abszisse, unterhalb knickt die Kurve ab. (Solche Kurven sind bei diesen Autoren zu finden.) Daraus zu schliessen, es handele sich nur um Erhaltungsstoffwechsel, erscheint uns unzulässig. Erfaßt sein könnte in dem breiten Plateau das Ergebnis von Regulationsvorgängen, die dann allerdings den Stoffwechsel temperaturunabhängig erscheinen lassen.

Deshalb verspricht erst die Analyse der Änderung des Sauerstoff-Verbrauchs in Abhängigkeit von der Zeit verläßliche Aussagen über kurzfristige Regulationen, wobei wegen der Ergebnisse der Narkose-

versuche auch die Aktivität der Tiere berücksichtigt werden sollte. Um den Zusammenhang zwischen Regulation und Adaptation bzw. Akklimatisation zu sichern, sind weitere Experimente nötig. Keinesfalls kann die gesamte Problematik als geklärt angesehen werden.

8. Gesamt-Zusammenfassung

Bei den drei unterschiedlich adaptierten Calliphoriden: Callitroga macellaria (Fabricius), Lucilia cuprina (Wiedemann) und Calliphora vicina Robineau-Desvoidy wurden - unter Berücksichtigung der Akklimatisation (außer bei den Atmungsversuchen) - meistens bei 3 (2 bis 8) Freßlarven- und 2 (3) Wanderlarven-Altersstufen, die auf Grund der Entwicklungszeiten annähernd korreliert waren, folgende Untersuchungen durchgeführt:

a) die Orientierung im Temperaturgradienten (mit Substrat),
b) der Unterkühlungspunkt (einschließlich der Eier, Puppen und Imagines),
c) der Hämolymph-Gefrierpunkt (bei L. cuprina)
d) die Kälteresistenz (bei L. cuprina) und
e) das temperatur- und zeitabhängige Atmungsverhalten (Warburg-Methode).

1. Im Verlauf der Entwicklung zeigen sich in allen Fällen deutlich unterschiedliche Reaktionen der Freßlarven gegenüber den Wanderlarven mit folgenden, unabhängig von Adaptation und Akklimatisation auftretenden Gemeinsamkeiten der jeweiligen Befunde:

a) Das Thermopräferendum bleibt wahrscheinlich fast während der gesamten Freßlarvenentwicklung konstant, wobei kurz vor dem Abwandern vom Fleisch Übergänge zu den niedrigeren Thermopräferenda der Wanderlarven auftreten. Dies entspricht ungefähr den Verhältnissen auf dem befallenen Warmblüter bzw. denen im Kadaver und dem zweiten Aufenthaltsort, dem Erdboden.
b) Die Unterkühlungsfähigkeit nimmt - vermutlich bedingt durch die Nahrungsaufnahme - während der Freßlarvenperiode ab und anschließend zu (der Unterkühlungspunkt fällt dann ab). (Auch bei Puppen und Imagines ergeben sich charakteristische Abhängigkeiten vom Alter.)
c) Der Hämolymph-Gefrierpunkt zeigt gegenüber dem Unterkühlungspunkt der Larven einen entgegengesetzten Kurvenverlauf, kann also nicht die Unterkühlungsfähigkeit bestimmen.
d) Während der Entwicklung nimmt die Resistenz der Freßlarven von L. cuprina sowohl gegenüber hohen (Meyer, 1976b) als auch

tiefen Temperaturen zu, so daß sich eine Ausdehnung des Toleranzbereiches ergibt. Bei den Wanderlarven, die meistens kälteresistenter als die älteren Freßlarven sind, scheinen Schädigungen der regulatorischen Systeme - evtl. durch den gleichen Störmechanismus - bestimmte Spätwirkungen hervorzurufen.

e) Die Ursache für die größere Sensibilität des Sauerstoffverbrauchs der Freßlarven gegenüber den Wanderlarven wird einerseits in der Temperaturadaptation, andererseits in der Stoffwechselrate selbst gesucht.

2. Die nach der Eiablage beginnende Akklimatisation an eine 7° bzw. $14^{\circ}C$ tiefere Temperatur ($23^{\circ}C$), bei der sich die Tiere ohne erkennbare Schädigungen entwickelten, hat folgende Auswirkungen:

a) Obwohl sich die Stoffwechselvorgänge - wie die Annäherung der Entwicklungszeiten zeigt - mit zunehmendem Alter an die niedrigere Temperatur anpassen, stimmt auch bei den an tiefere Temperaturen akklimatisierten Larven das Thermopräferendum ungefähr mit der Temperatur überein, an die sich die Art langfristig adaptiert hat.

b) Es ergeben sich keine mit der Akklimatisation korrelierbaren Veränderungen der Unterkühlungsfähigkeit bei einer niedrigeren Aufzuchttemperatur.

c) Die Gefrierpunkte der Hämolymphe zeigen bei den Freßlarven keine signifikanten Unterschiede. Bei den Wanderlarven tritt eine - auch von anderen Autoren bei Insekten beobachtete - akklimatisationsbedingte Erniedrigung des Gefrierpunktes auf.

d) Bei der Kälteresistenz wird die sofortige letale Wirkung von der Aufzuchttemperatur kaum beeinflußt. Erst im Verlauf der weiteren Entwicklung der Versuchstiere zeigt sich, daß Entwicklungsstörungen nach einer Akklimatisation an niedrigere Temperaturen nicht in solchem Ausmaß auftreten.

3. Die Adaptation der drei Arten an die jeweilige Zuchttemperatur, welche die unterschiedlichen Temperaturbedingungen des natürlichen Milieus widerspiegeln - nach denen C.macella-

ria spezifisch warm adaptiert ist, C. vicina spezifisch kalt und L. cuprina eine Zwischenstellung einnimmt - ergibt bei den einzelnen Untersuchungen unterschiedliche Reaktionen:

a) Die Thermopräferenda entsprechen v.a. bei den jüngeren Stadien der Freßlarven der maximal erreichten "echten Aufzuchttemperatur" und zeigen damit die oben aufgeführte unterschiedliche Adaptation der drei Arten.
b) Selbst bei den Wanderlarvenstadien, die bei L. cuprina und C. vicina v.a. die Überwinterung ermöglichen sollen, ist - wie auch bei den anderen Entwicklungsstadien - keine Korrelation von Adaptation und Unterkühlungsfähigkeit vorhanden.
c) Der Sauerstoffverbrauch der an niedrigere Temperaturen adaptierten ist bei einer bestimmten Temperaturstufe höher als derjenige der "warm-adaptierten" Entwicklungsstadien bzw. Arten. Auch bei dem auf Regulationsvorgänge zurückgeführten Atmungsverhalten (Standardtemperatur) spiegeln sich die verschiedenen Zuchttemperaturen wider.

4. Diese Übereinstimmung von Ökologie, Atmungsverhalten und Verteilung im Temperaturgradienten bestätigt die zur Bestimmung von Standardtemperaturen diskutierte Methode (Meyer, 1971). Ihrer Anwendung in der Praxis stehen aber auch weiterhin v.a. methodische Schwierigkeiten entgegen.

5. Bei einem Vergleich der Kälteresistenz mit der Unterkühlungsfähigkeit zeigen die Abhängigkeiten von der Entwicklung, ebenso wie die fehlende Korrelation von Unterkühlungspunkt und Adaptation bzw. Akklimatisation, daß die Fähigkeit zur Unterkühlung bei dieser Gruppe von Insekten kein Maß der Überlebensfähigkeit gegenüber tiefen Temperaturen darstellt. Bei häufig aufgeführten Übereinstimmungen von Unterkühlungspunkt und Kälteresistenz muß bei Untersuchung der letzteren auch die letale Störung der weiteren Entwicklung beachtet werden.

9. Definitionen und Abkürzungen

9.1. Definition: Temperatur-Adaptation, -Akklimatisation und -Regulation

Da einige Begriffe der Thermobiologie je nach Autor mit nicht genau identischer Bedeutung verwendet werden, soll im folgenden kurz ihre für diese Arbeit gültige Definition angegeben werden. Der zur Abgrenzung gegenüber anderen abiotischen Faktoren notwendige Zusatz "Temperatur" wird häufig weggelassen, da im Rahmen dieser Arbeit nur der Einfluß der Temperatur untersucht wurde. Hierbei bezeichnet:

1. Temperatur-Regulation die Vorgänge, die nach einer Temperaturänderung einsetzen;

2. Temperatur-Adaptation den Zustand (seltener den Vorgang), den das Individuum infolge einer langfristigen, über mehrere Generationen andauernden und u.a. temperaturbedingten Selektion der Art (in der Natur oder in Laborzuchten) erreicht hat und der somit genetisch fixiert ist;

3. Temperatur-Akklimatisation den Zustand (selten den Vorgang), den das Individuum nach einer experimentell bedingten kurz- oder längerfristigen Temperaturänderung erreicht hat, ohne daß zwischen "acclimation" und "acclimatization" (auf Grund natürlicher bzw. experimenteller Temperaturänderungen, s.u.a.: Prosser, 1961) unterschieden wird.

Eine Akklimatisation ist nur innerhalb der durch die Adaptation festgelegten Grenzen möglich. Außerhalb dieses Bereichs kann die Schädigung des Organismus den Akklimatisationseffekt übertreffen (vergl. Colhoun, 1954, 1960).

Bei einer Art, z.B. L. cuprina, bei der allein in unserem Institut über 100 Generationen mit gutem Erfolg aufgezogen wurden, ist die Entstehung einer an diese Temperatur adaptierten Rasse sehr wahrscheinlich. Aufzuchten von Versuchstieren bei 23°C, z.B. C. macellaria oder L. cuprina, ergeben eine Akklimatisation der Tiere - dieser an eine 14 bzw. 7°C hö-

here Temperatur adaptierten Arten - an die tiefere Temperatur. Aufzuchten bei normaler Zuchttemperatur zeigen demgegenüber eine Übereinstimmung von Akklimatisation und Adaptation.

9.2. Verwendete Abkürzungen

AZ: Aufzucht bei 23°C
GP: Gefrierpunkt
NZ: Aufzucht bei "normaler" Zuchttemperatur (s. Kap. 2.2.1)
TO: Temperaturorgel
TP: Thermopräferendum
UP: Unterkühlungspunkt

10. Literatur

Aboul-Nasr, A.E.; Erakey, M.A.S.: On the behaviour and sensory physiology of the bed-bug. 1. Temperature reactions (Hemiptera: Cimicidae).- Bull.Soc.ent.Egypte 51, 43-54 (1967)

Adams, P.A.; Heath, J.E. Temperature regulation in the sphinx moth, Celerio lineata.- Nature 201, 20-22 (1964)

Agrell, I.: Zur Ökologie der Collembolen (Untersuchungen im schwedischen Lappland). Kap. VI. Die Temperatur.- Opusc. ent., Suppl. 3, 79 - 236 (1941)

-- :The effect of the physiological state of insecta (Carabides) on their thermal preference.- Opusc. ent. 12, 127-137 (1947)

-- :Occurrence and metabolism of free amino acids during insect metamorphosis.- Acta physiol. scand. 18, 247 - 258 (1949)

-- :A contribution to the histolysis-histogenesis problem in insect metamorphosis.- Acta physiol. scand. 23, 179-186 (1952)

-- :Metabolic processes during insect metamorphosis as reflected by changes in the dehydrogenases.- Symp. genet.biol. Italica 8, 563-580 (1961)

-- :Kap. 4. Physiological and biochemical changes during insect development.- in: The physiology of insecta. 1. (Ed.Rockstein, M.) 1. ed., 91-148. Academic Press, New York (1964)

-- ;Lundquist, A.M.: Kap. 4. Physiological and biochemical changes during insect development.- in: The physiology of insecta. 1. (Ed. Rockstein, M.) 2. ed., 159-247, Academic Press, New York (1973)

Akesson, B.: Observations on the haemocytes during the metamorphosis of Calliphora erythrocephala (Meig.).- Ark. Zoologi 6, 203-211 (1953)

Allen, M.D.: Respiration rates of worker honeybees of different ages and at different temperatures.- J. exp. Biol. 36, 92-101 (1959)

Altmann, P.L.; Dittmer, D.S.: Respiration and circulation.- Fed. American Soc. Exp. Biol., XXVI + 930 S., Bethesda, Maryland (1971)

Anders, F.; Drawert, F.; Anders, A.; Reuther, K.H.: Über kausale Zusammenhänge zwischen der Zuchttemperatur, dem Aminosäuren-Pool und einigen quantitativen morphologischen Phänen bei Drosophila melanogaster.- Z. Naturf. 19b, 495-499 (1964)

Asahina, E.: 9. Kap.: Freezing and frost resistance in insects.- in: Cryobiology. (Ed. Meryman, H.T.) 451-486, Academic Press, London (1966)

Asahina, E.: Frost resistance in insects.- in: Advances in insect physiology. 6. (Ed. Beament, J.W.L.; Treherne, J.E.; Wigglesworth, V.B.) 1-49, Academic Press, London (1969)

-- ;Aoki, K.; Shinozaki, J.: The freezing process of frost-hardy caterpillars.- Bull.ent.Res. 45, 329-339 (1954)

Atwal, A.S.: Influence of temperature, duration of conditioning and age of Anagasta (Ephestia) kühniella (Zell) (Lepidoptera: Pyralididae) on acclimation to a sub-zero temperature.- Can. J. Zool. 38, 131-141 (1960a)

-- :Influence of temperature and duration of conditioning on oxygen consumption and specific gravity of the haemolymph of Anagasta (Ephestia) kühniella (Zell) (Lepidoptera: Pyralididae).- Can. J. Zool. 38, 143-148 (1960b)

Bachmetjew, P.: Über die Temperatur der Insekten.- Oskar Kranchers Ent. Jb. 8, 121-131 (1898)

-- :Über die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien.- Z.wiss. Zool. 66, 521-604 (1899)

-- :Das vitale Temperaturminimum bei Insekten abhängig von der Zeit.- Societas ent. 15, 41-43 und 49-52 (1900)

-- :Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus. Band 1: Temperaturverhältnisse bei Insekten.- Verlag Wilh. Engelmann, 160 S., Leipzig (1901)

-- :Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus. Band 2: Einfluß der äußeren Faktoren auf Insekten.- Selbstverlag des Verfassers, 544 S., Sophia (1907)

Baker, W.C.; Schoof, H.F.: Prevention and control of fly breeding in animal carcasses.- J. econ. Ent. 48, 181-183 (1955)

Bakke, A.: Extremely low supercooling point in eggs of Zeiraphera diniana (Guénée) (Lepidoptera: Tortricidae).- Norsk ent. Tidsskr. 16, 81-83 (1969)

Barlow, J.S.: Effects of diet on the composition of body fat in Agria affinis (Fallen).- Can. J. Zool. 43, 337-340 (1965)

Barritt, L.C.; Birt, L.M.: Prothoracic gland hormone in the sheep blowfly, Lucilia cuprina.- J. Insect Physiol. 16, 671-677 (1970)

-- ; -- : Development of Lucilia cuprina: Correlation of biochemical and morphological events.- J. Insect Physiol. 17, 1169-1183 (1971)

Barson, G.: Some effects of freezing temperatures on overwintering larvae of the large elm bark beetle (Scolytus scolytus).- Ann. Appl. Biol. 78, 219-224 (1974)

Barton Browne, L.: The choice of communal oviposition sites by the Australian sheep blowfly Lucilia cuprina.- Aust. J. Zool. 6, 241-247 (1958)

Barton Browne, L.: The relationship between oviposition in the blowfly Lucilia cuprina and the presence of water.- J. Insect Physiol. 8, 383-390 (1962)

-- :Water regulation in insects.- Ann. Rev. Ent. 9, 63-82 (1964)

-- :An analysis of the ovipositional responses of the blowfly Lucilia cuprina to Ammonium Carbonate and Indole.- J. Insect Physiol. 11, 1131-1143 (1965)

-- :Regulatory mechanisms in insect feeding.- in: Advances in insect physiology. 11. (Ed. Treherne J.E., Berridge M.J., Wigglesworth V.B.) 1-116, Academic Press, London (1975)

Bauer, T.; Bath, M.: Zur etho-ökologischen Differenzierung und Nischenbildung der Raschkäfer-Arten Elaphrus riparius, aureus und ulrichi. (Coleoptera: Carabidae).- Ent. Germ. 2, 209-216 (1976)

Baust, J.G.: Mechanisms of cryoprotection in freezing tolerant animal systems.- Cryobiol. 10, 197-205 (1973)

-- :Strategies of low temperature adaptation.- Proc. XV. Int. Congr. Entomol. Washington, 1976 (im Druck)

-- ;Miller, L.K.: Mechanisms of freezing tolerance in an Alaskan insect.- Cryobiol. 6, 258-259 (1969)

Bautz, A.-M.: Chronologie de la mise en place de l'hypoderme imaginal de l'abdomen de Calliphora erythrocephala Meigen (Insecte, Diptère, Brachycère).- Archs. Zool. exp. gen. 112, 157-178 (1971)

Beamish, F.W.H.: Influence of temperature and salinity acclimation on temperature preferenda of the euryhaline fish Tilapia nilotica.- J. Fish. Res. Bd. Can. 27, 1209-1214 (1970)

Becker, F.: Über Versuche in Anreicherung und physiologischer Charakterisierung der Wirkstoffe der Puparisierung.- Biol. Zbl. 61, 360-388 (1941)

Behrisch, H.W.: Molecular mechanisms of temperature adaptation in arctic ectotherms and heterotherms.- in: Effects of temperature on ectothermic organisms (Ed. Wieser, W.) 123-137, Springer Verlag, Berlin (1973)

Birt, L.M.; Christian, B.: Changes in nitrogenous compounds during the metamorphosis of the blowfly, Lucilia cuprina.- J. Insect Physiol. 15, 711-719 (1969)

Bishopp, F.-C.: Flies which cause myiasis in man and animals - some aspects of the problem.- J. econ. Ent. 8, 317-329 (1915)

Bliss, C.I.: The calculation of the dosage-mortality-curve.- Ann. appl. Biol. 22, 134-167 (1935)

Bodenheimer, F.S.: Über thermotaktisches Verhalten, Körpertemperatur und Aktivitätsminimum bei Insekten.- Zool. Anz. 93, 59-61 (1931)

Bodenheimer, F.S.: Über die Temperaturabhängigkeiten von Insekten. III. Die Beziehungen der Vorzugstemperatur zur Luftfeuchtigkeit der Umgebung.- Z. vergl. Physiol. 13, 740-747 (1932)

-- ;Klein, H.Z.: Über die Temperaturabhängigkeiten von Insekten. II. Die Abhängigkeit der Aktivität bei der Ernteameise Messor semirufus E. André von Temperatur und anderen Faktoren.- Z. vergl. Physiol. 11, 371-385 (1930)

-- ;Schenkin, D. : Über die Temperaturabhängigkeiten von Insekten. I. Über die Vorzugstemperatur einiger Insekten.- Z. vergl. Physiol. 8, 1-15 (1928)

Bodenstein, D.: Kap. 4. The postembryonic development of Drosophila.- in: Biology of Drosophila. (Ed. Demerec, M.) 275-367, Hafner Publ. Comp., New York (1965)

Bodnaryk, R.P.; Morrison, P.E.: The relationship between nutrition, haemolymph proteins, and ovarian development in Musca domestica L..- J. Insect Physiol. 12, 963-976 (1966)

Böhm, G.: Blutbild und Ecdysontiter bei Calliphora vicina Rob.- Desv..- Int. Congr. Ent. 1, 364-365 (1971)

Bruce, W.G.: Soil moisture and its relation to the mortality of Hypoderma pupae.- J. econ. Ent. 31, 639-642 (1938)

-- ;Knipling, E.F.: Seasonal appearance and relative abundance of flies attracted to baited traps.- J. Sci. Iowa State Coll. 10, 361-366 (1936)

Buck, J.B. and Keister, M.L.: Cutaneous and tracheal respiration in the Phormia larvae.- Biol. Bull. 105, 402-411 (1953)

Buffington, J.D.: Temperature acclimation of respiration in Culex pipiens pipiens (Diptera: Culicidae) and the influence of seasonal selection.- Comp. Biochem. Physiol. 30, 865-878 (1969)

Bullock, T.H.: Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms.- Biol. Rev. 30, 311-342 (1955)

Bungard, K.: Inaug. Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Bonn (in Vorb.)

Bursell, E.: Kap. 1 Environmental aspects- temperature.- in: The physiology of insecta. 2. (Ed. Rockstein, M.) 2. ed., 1-41, Academic Press, New York (1974)

Chapman, R.F.: Some temperature responses of nymphs of Locusta migratoria migratorioides (R. & F.), with special reference to aggregation.- J. exp. Biol. 32, 126-139 (1955)

Chen, P.S.: A comparative study of the oxygen consumption in the three lethal mutants "ltr", "lgl", and "lme" of Drosophila melanogaster.- Z. indukt. Abstamm.-Vererb. Lehre 84, 38-70 (1951)

-- :Amino acid and protein metabolism in insect development.- in: Advances in insect physiology. 3. (Ed. Beament, J.W. L.; Treherne, J.E.; Wigglesworth, V.B.) 53-132, Academic Press, London (1966)

Chen, P.S.: Monographs in developmental biology. Vol. 3 Biochemical aspects of insect development.- Karger, VII + 230 S., Basel (1971)

-- ;Levenbook, L.: Studies on the haemolymph proteins of the blowfly Phormia regina. I. Changes in ontogenetic patterns.- J. Insect Physiol. 12, 1595-1609 (1966a)

-- ; -- : Studies on the haemolymph proteins of the blowfly Phormia regina. II. Synthesis and breakdown as revealed by isotopic labelling.- J. Insect Physiol. 12, 1611-1627 (1966b)

Cherry, L.M.: Fat metabolism and temperature acclimatization in the fly Phormia terraenovae R.-D.- Entomologia exp. appl. 2, 68-72 (1959)

Chino, H.: Conversion of glycogen to sorbitol and glycerol in the diapause egg of the Bombyx silkworm.- Nature 180, 606-607 (1957)

Christophersen, J.: Temperature adaptation of microorganisms in general-adaptive temperature responses of microorganisms.- in: Molecular mechanism of temperature adaptation. (Ed. Prosser, C.L.) 327-348, Nr. 84, American Assoc. for the Advancement of Science, Washington, D.C. (1967)

Church, N.S.: Heat loss and the body temperatures of flying insects. I. Heat loss by evaporation of water from the body.- J. exp. Biol. 37, 171-185 (1960a)

-- :Heat loss and the body temperatures of flying insects. II. Heat conduction within the body and its loss by radiation and convection.- J. exp. Biol. 37, 186-212 (1960b)

Clift, A.D.: Control of germarial activity and yolk deposition in non-terminal oöcytes of Lucilia cuprina.- J. Insect Physiol. 17, 601-606 (1971)

Cloudsley-Thompson, J.L.: Terrestrial invertebrates.- in: Comparative physiology of thermoregulation, Vol. I. Invertebrates and nonmammalian vertebrates. (Ed. Whittow, G.C.) 15-78, Academic Press, New York (1970)

-- :Factors influencing the supercooling of tropical arthropoda, especially locusts.- J. nat. Hist. 7, 471-480 (1973)

-- ;Crawford, C.S.: Lethal temperatures of some arthropods of the southwestern United States.- Entomologist's mon. Mag. 106, 26-29 (1970)

Coenen-Staß, D.: Ökologische Untersuchungen an den beiden Schabenarten Periplaneta americana (L.) und Blaberus trapezoideus Burm. (Blattaria): Vorzugstemperatur und Vorzugs-Luftfeuchtigkeit, Transpiration und Sorption.- Inaug. Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Bonn (1975)

Colhoun, E.H.: Temperature acclimatization in insects.- Nature 173, 582 (1954)

Colhoun, E.H.: Acclimatization to cold in insects.- Entomologia exp. appl. 3, 27-37 (1960)

Cousin, G.: Remarques sur la vie larvaire de Lucilia sericata Meig..- C.r.Soc.Biol. 2, 653-654 (1929a)

-- :Conditions externes nécessaires pour obtenir un développement normal des larves de Lucilia sericata Meig..- C.r.Soc.Biol. 2, 788-790 (1929b)

-- :Influence de l'état hygrométrique du milieu sur l'évolution larvaire de Lucilia sericata Meig..- C.r.Soc.Biol. 2, 913-915 (1929c)

-- :Influence de l'alimentation, des gaz toxiques et de la température sur la diapause de Lucilia sericata Meig..- C.r.Soc.Biol. 2, 1115-1117 (1929d)

-- :Les facteurs externes qui déterminent la reprise de l'evolution larvaire de Lucilia sericata Meig. et leur relation avec les influences extérieures qui ont provoqué la diapause.- C.r.Soc.Biol. 2, 1117-1120 (1929e)

-- :Etude experimentale de la diapause des Insectes.- Bull. Biol.France et de Belgique, Suppl. 15, 1-341 (1932)

Cowles, R.B.: Additional implications of reptilian sensitivity to high temperatures.- Am. Nat. 74, 542-561 (1940)

-- :Comments by readers.- Science 105, 282 (1947)

-- :Semantics in biothermal studies.- Science 135, 670 (1962)

Cragg, J.B.: The natural history of sheep blowflies in Britain.- Ann. appl. Biol. 42, 197-207 (1955)

-- :The action of climate on the larvae, prepupae and pupae of certain blowflies.- Proc. XIV. Intern. Congr. Zool., Kopenhagen (1953),387-389 (1956)

Crawford, C.S.; Riddle, W.A.; Pugach, S.: Overwintering physiology of the centipede Scolopendra polymorpha.- Physiol. Zoöl., 48, 290-294 (1975)

Croghan, P.C.; Lockwood, A.P.M.: The composition of the haemolymph of the larva of Drosophila melanogaster.- J. exp. Biol. 37, 339-343 (1960)

Crompton, M.; Birt, L.M.: Changes in the amounts of carbohydrates, phosphagen, and related compounds during the metamorphosis of the blowfly, Lucilia cuprina.- J. Insect.Physiol. 13, 1575-1592 (1967)

Crossley, A.C.: The fine structure and mechanism of breakdown of larval intersegmental muscles in the blowfly Calliphora erythrocephala.- J. Insect.Physiol. 14, 1389-1407 (1968)

Crumpacker, D.W.; Marinkovic, D.: Preliminary evidence of cold temperature resistance in Drosophila pseudoobscura.- Am. Nat. 101, 505-514 (1967)

Cushing, E.C. and Parish, H.E.: Seasonal variations in the abundance of Cochliomyia spp., Phormia spp. and other flies in Menard County, Tex..- J. econ. Ent. 31, 764-769 (1938)

Cushing, W.S.; Patton, W.S.: Studies on the higher diptera of medical and veterinary importance Cochliomyia americana SP.NOV! the screw-worm fly of the new world.- Ann.trop. Med. 27, 539-551 (1933)

Czaja-Topińska, J.; Klekowski, R.Z.: Developmental changes of osmotic pressure in the haemolymph of Galleria mellonella.- J. Insect Physiol. 16, 2097-2102 (1970)

Dahlhelm, D.: Die Entwicklung des Integumentes bei der Larve von Calliphora erythrocephala Meig.- Biol. Zbl. 86, 141-175 (1967a)

-- :Die Entwicklung des Fettkörpers bei der Larve von Calliphora erythrocephala Meig.- Biol. Zbl. 86, 273-301 (1967b)

-- :Untersuchungen zur Entwicklung der Speicheldrüsen und zum Atmungs- und Reservestoffwechsel des 3. Larvenstadiums von Calliphora erythrocephala Meig.- Inaug. Diss., Halle (1970)

-- :Die Entwicklung der Speicheldrüsen bei der Larve von Calliphora erythrocephala Meig.- Biol. Zbl. 90, 681-699 (1971)

-- :Untersuchungen zum Reservestoff-Haushalt im Fettkörper des dritten Larvenstadiums von Calliphora erythrocephala Meig.- Biol. Zbl. 92, 41-65 (1973a)

-- :Untersuchungen zum Sauerstoffverbrauch der Larve von Calliphora erythrocephala Meig.- Biol. Zbl. 92, 179-192 (1973b)

Davies, W.M.: Hibernation of Lucilia sericata, Mg.- Nature 123, 759-760 (1929)

Davison, T.F.: Changes in temperature tolerance during the life-cycle of Calliphora erythrocephala.- J. Insect Physiol. 15, 977-988 (1969)

-- :The effect of temperature on oxydative phosphorylation in isolated flight muscle sarcosomes.- Comp. Biochem. Physiol. 38 B, 21-34 (1971a)

-- :The relationship between age, acclimatization temperature and heat death point in adult Calliphora erythrocephala.- J. Insect Physiol. 17, 575-585 (1971b)

-- :Ultrastructural changes in sarcosomes after exposure of adult Calliphora erythrocephala to lethal and sub-lethal high temperatures.- J.Cell.Physiol. 78, 49-57 (1971c)

-- ;Bowler, K.: Changes in the functional efficiency of flight muscle sarcosomes during heat death of adult Calliphora erythrocephala.- J.Cell.Physiol. 78, 37-47 (1971)

Deal, J.: The temperature preferendum of certain insects.- J. Anim. Ecol. 10, 323-356 (1941)

Dehnel, P.A.; Segal, E.: Acclimation of oxygen consumption to temperature in the american cockroach (Periplaneta americana).- Biol. Bull. 111, 53-61 (1956)

D'Costa, M.A.; Birt, L.M.: Changes in the lipid content during the metamorphosis of the blowfly, Lucilia.-J.Insect Physiol. 12, 1377-1394 (1966)

Deonier, C.C.: Carcass temperatures and their relation to winter blowfly populations and activity in the Southwest.- J. econ. Ent. 33, 133-170 (1940)

-- :Seasonal abundance and distribution of certain blowflies in Southern Arizona and their economic importance.- J. econ. Ent. 35, 65-70 (1942)

-- :Overwintering and dispersion of Cochliomyia americana in Arizona.- J. econ. Ent. 38, 90-95 (1945)

Dethier, V.G.: Behavioral aspects of protein ingestion by the blowfly Phormia regina Meigen.- Biol. Bull. 121, 456-470 (1961)

-- ;Evans, D.R.: The physiological control of water ingestion in the blowfly.- Biol. Bull. 121, 108-116 (1961)

Dogba, C.: Untersuchungen über Nahrungsaufnahme und Sekretionszustände in den Speicheldrüsen und im Mitteldarm von Rhodnius prolixus Stal (Insecta, Heteroptera, Triatomidae). - Inaug. Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Bonn (1971)

Dove, W.E.: Myiasis of man.- J. econ. Ent. 30, 29-39 (1937)

Downes, J.A.: Adaptation of insects in the arctic.- Ann. Rev. Ent. 10, 257-274 (1965)

Drummond, R.O.; Chamberlain, W.F.: Studies on respiration of cattle grubs.- Ann. Ent. Soc. Amer. 54, 524-526 (1961)

Duman, J.G.; DeVries, A.L.: Isolation, characterization, and physical properties of protein antifreezes from the winter flounder, Pseudopleuronectes americanus.- Comp. Biochem. Physiol. 54 B, 375-380 (1976)

Dwivedy, A.K.; Bridges, R.G.: The effect of dietary changes on the phospholipid composition of the haemolymph lipoproteins of larvae of the housefly, Musca domestica.- J. Insect Physiol. 19, 559-576 (1973)

Dyck, V.A.: The temperature preference of the grasshopper Melanoplus sanguinipes. (Orthoptera: Acrididae).- Can. Ent. 101, 1214-1218 (1969)

Edney, E.B.: Acclimation to temperature in terrestrial isopods. I. Lethal temperatures.-Physiol. Zoöl. 37, 364-377 (1964)

Edwards, G.A.: Kap. 5 Respiratory metabolism.- in: Insect physiology. (Ed. Roeder, K.D.) 96-146, John Wiley & Sons, Inc., New York (1953)

Eedy, J.W.; Ogilvie, D.M.: The effect of age on the thermal preference of white mice (Mus musculus) and gerbils (Meriones unguiculatus).- Can.J.Zool. 48, 1303-1306 (1970)

Ehrhardt, P.: Untersuchungen zur Stoffwechselphysiologie von Megoura viciae Buckt., einer phloemsaugenden Aphide.- Z. vergl. Physiol. 46, 169-211 (1962)

Ehrhardt, P.: Die anorganischen Bestandteile des Honigtaues Megoura viciae Buckt.- Experientia 21, 472 (1965)

Ellsworth, J.K.: The photoreceptive organs of a flesh fly larva, Lucilia sericata (Meigen): An experimental and anatomical study.- Ann. Ent. Soc. Amer. 26, 203-215 (1933)

El Rayah, E.A.: Some reactions of two desert beetles Adesmia antiqua and Pimella grandis (Tenebrionidae) to temperature.- Entomologia exp. appl. 13, 286-292 (1970)

Ephrussi, B.; Beadle, G.W.: Zit. nach Adam, H.; Czihak, G.: Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie.- Fischer Verl., Stuttgart (1953)

Evans, A.C.: Studies on the influence of the evironment on the sheep blow-fly Lucilia sericata Meig.- I. The influence of humidity and temperature on the egg.- Parasitology 26, 366-377 (1934)

-- :Studies on the influence of the environment on the sheep blow-fly, Lucilia sericata Meig. II. The influence of humidity and temperature on prepupae and pupae.- Parasitology 27, 291-298 (1935a)

-- :Studies on the influence of the environment on the sheep blow-fly, Lucilia sericata Meig. III. The influence of humidity and temperature on the adult.- Parasitology 27, 299-307 (1935b)

-- :Some notes on the biology and physiology of the sheep blowfly, Lucilia sericata. Meig.- Bull. ent. Res. 26, 115-122 (1935c)

-- ;Crossley, A.C.: Free amino acids in the haemocytes and plasma of the larva of Calliphora vicina.- J. exp. Biol. 61, 463-472 (1974)

Färber, U.: Die Wärmeempfindlichkeit von Eiern, Larven, Puppen und Imagines der Goldfliege Lucilia sericata Meig..- Diplomarbeit der Universität Gießen (1974)

Falconer, D.S.: On the behaviour of wireworms of the genus Agriotes Esch. (Coleoptera, Elateridae) in relation to temperature.- J. exp. Biol. 21, 17-38 (1945)

Farrel, J.; Rose, A.H.: Temperature effects on microorganisms.- in: Thermobiology. (Ed. Rose, A.H.) 147-218, Academic Press, London (1967)

Feeney, R.E.: A biological antifreeze. A glycoprotein in the blood of polar fishes lowers the freezing temperature.- Am. Scient. 62, 712-719 (1974)

-- ;Vandenheede, J.; Osuga, D.T.: Macromolecules from cold-adapted antarctic fishes.-Naturwissensch. 59, 22-29 (1972)

Fiedler, O.G.H.: Die Nahrung der Myiasis-Fliegenlarven auf dem Wollschaf.- Z. angew. Ent. 33, 143-150 (1951)

Finch, L.R.; Birt, L.M.: Amino acid activation during the pupal development of the fly Lucilia cuprina.- Comp. Biochem. Physiol. 5, 59-64 (1962)

Florkin, M.; Jeuniaux, C.: Kap. 6 Hemolymph: Composition.- in: The physiology of insecta. 5. (Ed. Rockstein, M.) 2. ed., 255-307, Academic Press, New York (1974)

Foster, G.C.; Kitching, R.L.; Vogt, W.G.; Whitten, M.J.: Sheep blowfly and its control in the pastoral ecosystem of Australia.- Proc. ecol. Soc. Aust. 9, 213-229 (1975)

Fraenkel, G.: Utilization and digestion of carbohydrates by the adult blowfly.- J. exp. Biol. 17, 18-29 (1940)

-- ;Bhaskaran,G.: Pupariation and pupation in cyclorrhaphous flies (Diptera) terminology and interpretation.- Ann. Ent. Soc. Am. 66, 418-422 (1973)

-- ;Gunn, D.L.: The orientation of animals. Kineses, taxes and compass reactions.- Dover Publications, Inc., XIII + 376 S. New York,(1961)

-- ;Herford, G.V.B.: The respiration of insects through the skin.- J. exp. Biol. 15, 266-280 (1938)

-- ; -- : The physiological action of abnormally high temperatures on poikilotherm animals II. The respiration at high and sublethal and lethal temperatures.- J. exp. Biol. 17, 386-395 (1940)

Fraser, A.: An investigation of the phenomen of diapause in the larva of Lucilia caesar L. (Diptera: Tachinidae).- Ph. D. Thesis, Univ. Glasgow (1957)

Frew, J.G.H.: Studies in the metabolism of insect metamorphosis.- Brit. J. exp. Biol. 6, 205-218 (1929)

Frick, J.H.; Sauer, J.R.: Examination of a biological cryostat/ nanoliter osmometer for use in determining the freezing point of insect hemolymph.- Ann. Ent. Soc. Am. 66, 781-783 (1973)

Fuller, M.E.: The insect inhabitants of carrion: A study in animal ecology.- Council Sci. Ind. Res. Bull. Aust., Nr.82 1-62 (1934)

Gelineo, S.: Kap. 15. Organ systems in adaptation: the temperature regulating system.- in: Handbook of physiology. Sect. 4, Adaptation to the environment. (Ed. Dill, D.B.; Adolph, E.F.; Wilber, C.G.) 259-282, Am. Physiol. Soc., Washington (1964)

Gilmour, D.; Waterhouse, D.F.; McIntyre, G.A.: An account of experiments undertaken to determine the natural population density of the sheep blowfly, Lucilia cuprina Wied..- Council Sci.Ind. Res. Bull Aust., No. 195, 1-39 (1946)

Gößwald, K.: Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen. II. Über den Feuchtigkeitssinn ökologisch verschiedener Ameisenarten und seine Beziehungen zu Biotop, Wohn- und Lebensweise.- Z. wiss. Zool. 154, 247-398 (1941)

Goodman, T.; Morrison, P.E.; Davies, D.M.: Cytological changes in the developing ovary of the house fly fed milk and other diets.- Can. J. Zool. 46, 409-421 (1968)

Gordon, M.S.; Amdur, B.H.; Scholander, P.F.: Freezing resistance in some northern fishes.- Biol. Bull. 122, 52-62 (1962)

Graber, V.: Thermische Experimente an der Küchenschabe (Periplaneta orientalis).- Pflügers Arch. ges. Physiol. 41, 240-256 (1887)

Graham-Smith, G.S.: Observations on the habits and parasites of common flies.- Parasit. 8, 440-467 (1916)

Green, A.A.: The control of blowflies infesting slaughterhouses. 1. Field observations on the habits of blowflies.- Ann. appl. Biol. 38, 475-494 (1951)

Greenberg, B.: Fecundity and cold survival of the house fly.- J. econ. Ent. 48, 654-657 (1955)

-- :Flies and Disease Vol.I: Ecology, classification and biotic associations.- Princeton Univ. Press, 856 S., Princeton, N.J. (1971)

-- :Flies and Disease Vol. II: Biology and Disease transmission.- Princeton Univ. Press, 447 S., Princeton, N.J. (1973)

-- ;Povolny, D.: Kap. 3. Bionomics of Flies.- in: Flies and Disease. Vol.I: Ecology, classification and biotic associations, (Ed. Greenberg, B.) 56-83. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. (1971)

Gregor, F.; Povolny, D.: Zur Chorologie und hygienisch-epidemiologischen Rolle synanthroper Fliegen in Mitteleuropa.- Proc. Intern. Congr. Ent. 11th. 2, 419-422 (1960)

Grigolo, A.; Laudani, U.: Osservazioni sul consumo di ossigeno durante il ciclo vitale di Musca domestica L.- Riv. Parasit. 27, 39-46 (1966)

Grosse, W.-R.: Biorhythmische Untersuchungen zur Stoffwechselphysiologie des 3. Larvenstadiums der Schmeißfliege Calliphora erythrocephala Meig.- (Diptera Calliphoridae).- Inaug. Diss. Halle/Saale (1973)

-- :Untersuchungen zur lokomotorischen Aktivität und Atmung des 3. Larvenstadiums von Calliphora erythrocephala Meig. (Diptera, Calliphoridae).- Biol. Zbl. 94, 717-730 (1975)

Guerra, A.A. and Cochran, D.G.: Respiration during the life cycle of the face fly.- J. econ. Ent. 63, 918-921 (1970)

Gunn, D.L.: The temperature and humidity relations of the cockroach (Blatta orientalis). II. Temperature preference.- Z. vergl. Physiol. 20, 617-625 (1934)

-- :The temperature and humidity relations of the cockroach. III. A comparison of temperature preference, and rates of desiccation and respiration of Periplaneta americana, Blatta orientalis and Blatella germanica.- J. exp. Biol. 12, 185-189 (1935)

Gurney, W.B. and Woodhill, A.R.: Reports of the external parasites in sheep committee of the departmental research

council. No. III - Biological notes on sheep blowflies in the Moree District.- Agric. Gaz. NSW 37, 135-144 (1926)

Hafez, M.: On the behaviour and sensory physiology of the housefly larva, Musca domestica L. I. Feeding stage.- Parasit. 40, 215-236 (1950)

Hall, D.G.: The blowflies of North America.- Thomas Say Foundation, Washington (1948)

Hamilton, A.G.: The infra-red gas analyser as a means of measuring the carbon dioxide output of individual insects.- Nature 184, 367-369 (1959)

Handschin, E.: Studien an Lyperosia exigua de Meijere und ihren Parasiten. 1. Teil. Lyperosia exigua in Java und Nordaustralien.- Rev. Suisse de Zool. 40, 449-528 (1933)

Hanec, W.: Investigations concerning overwintering of houseflies in Manitoba.- Can. Ent. 88, 516-519 (1956)

-- ;Beck, S.D.: Cold hardiness in the European corn borer, Pyrausta nubilalis (Hübn.).- J. Insect Physiol. 5, 169-180 (1960)

Hanegan, J.L.; Heath, J.E.; Mechanisms for the control of body temperature in the moth, Hyalophora cecropia.- J. exp. Biol. 53, 349-362 (1970a)

-- ; -- :Activity patterns and energetics of the moth, Hyalophora cecropia.- J. exp. Biol. 53, 611-627 (1970b)

-- ; -- :Temperature dependence of the neural control of the moth flight system.- J. exp. Biol.53, 629-639 (1970c)

Hannon, J.P.; Viereck, E.: Comparative physiology of temperature regulation.- Arctic Aeromedical Laboratory, VII + 455 S., Fort Wainwright, Alaska (1962)

Hansen, T.; Kuusik, A.: On the cold-hardiness of larvae of Petrova resinella L. (Lepidoptera, Tortricidae) diapausing in the last instar in dependence on the glycerol content in the haemolymph.- Eesti NSV Tead. Akad. Toim. (Ser.Biol.) 19, 324-328 (1970)

Harvey, W.H.: A case of myiasis, due to Calliphora erythrocephala, occurring in man.- Parasit. 26, 306-307 (1934)

Hase, A.: Über Wärmeentwicklung in Massenzuchten von Insekten sowie über ein einfaches Verfahren, Stubenfliegen dauernd zu züchten.- Zool. Anz. 112, 291-298 (1935)

Heath, J.E.: Temperature responses of the periodical "17-year" cicada, Magicicada cassini (Homoptera, Cicadidae).- Am. Midl. Nat. 77, 64-76 (1967)

Heber, U.; Ernst, R.: A biochemical approach to the problem of frost injury and frost hardiness.- in: Cellular injury and resistance in freezing organisms. International conference on low temperature science 1966. (Ed. Asahina, E.) 63-77, Inst. low temperature science, Hokkaido Univ.(1967)

Heber, U.; Tyankova, L.; Santarius, K.A.: Effects of freezing on biological membranes in vivo and in vitro.- Biochim. biophys. Acta 291, 23-37 (1973)

Heby, O.: Polyamine variations during postembryonic development of the blowfly Calliphora erythrocephala.- Insect Biochem. 2, 13-22 (1972)

Heinrich, B.: Thoracic temperature stabilization by blood circulation in a free-flying moth.- Science 168, 580-581 (1970a)

-- :Nervous control of the heart during thoracic temperature regulation in a sphinx moth.- Science 169, 606-607 (1970b)

-- :Mechanisms of insect thermoregulation.- in: Effects of temperature on ectothermic organisms. (Ed. Wieser, W.) 139-150, Springer Verlag, Berlin (1973)

-- :Thermoregulation in bumblebees. II. Energetics of warm-up and free flight.- J. comp. Physiol. 96, 155-166 (1975)

-- :Heat exchange in relation to blood flow between thorax and abdomen in bumblebees.- J. exp. Biol. 64, 561-585 (1976)

-- ;Pantle, C.: Thermoregulation in small flies (Syrphus sp.). Basking and shivering.- J. exp. Biol. 62, 599-610 (1975)

Heller, J.; Swiechoska, W.: Investigations on insect metamorphosis. Part XIII. The macroscopical aspect of metamorphosis.- Zoologica Pol. 4, 73-82 (1948)

Heran, H.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene (Apis mellifica) unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme.-Z. vergl. Physiol. 34, 179-206 (1952)

Herter, K.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Feuerwanze (Pyrrhocoris apterus L.).- Biol. Zbl. 43, 27-30 (1923a)

-- :Untersuchungen über den Temperatursinn der Hausgrille (Acheta domestica L.) und der roten Waldameise (Formica rufa L.).- Biol. Zbl. 43, 282-285 (1923b)

-- :Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten.- Z. vergl. Physiol. 1, 221-228 (1924)

-- :Temperaturoptimum und relative Luftfeuchtigkeit bei Formica rufa L.- Z. vergl. Physiol. 2, 226-232 (1925a)

-- :Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen.- Zoolog. Bausteine I, Berlin (1925b)

-- :Thermotaxis und Hydrotaxis bei Tieren.-Handb. norm. pathol. Physiol. 11, 173-180 (1926)

-- :Thermotaxis und Hydrotaxis bei Tieren.-Handb. norm. pathol. Physiol, 18, 280-282 (1932)

Herter, K.: Eine verbesserte Temperaturorgel und ihre Anwendung auf Insekten und Säugetiere.- Biol. Zbl. 54, 487-507 (1934)

-- :Über den Temperatursinn der Insekten.- Verh. VII Int. Kongr. Ent. 2, 740-759 (1939)

-- :Die Vorzugstemperaturen bei Landtieren.- Naturwissenschaften 29, 155-164 (1941)

-- :Untersuchungen über den Temperatursinn von Warmblüter-Parasiten.- Z. ParasitKde. 12, 552-591 (1942)

-- :Weitere Untersuchungen über den Temperatursinn von Warmblüter-Parasiten.- Zool. Anz. 148, 139-155, (1951)

-- :Temperatursinn der Insekten.- Duncker & Humblot, Berlin (1953)

-- :Der Temperatursinn der Tiere (Die neue Brehm-Bücherei).- Ziemsen Verlag, 80 S., Wittenberg (1962)

Hinton, H.E.: Concealed phases in the metamorphosis of insects.- Nature 157, 552-553 (1946)

-- :Concealed phases in the metamorphosis of insects.- Sci. Prog. 46, 260-275 (1958)

-- :A fly larva that tolerates dehydration and temperatures of -270° to + 102°C.- Nature 188, 336-337 (1960a)

-- :Cryptobiosis in the larva of Polypedilum vanderplanki Hint. (Chironomidae).- J. Insect Physiol. 5, 286-300 (1960b)

-- :Spiracular gills.- in: Advances in insect physiology. 5. (Ed. Beament, J.W.L.; Treherne. J.E.; Wigglesworth, V.B.) 65-159, Academic, Press, London (1968)

-- ;Mackerras, I.M.: Reproduction and metamorphosis.- in: The insects of Australia - A textbook for students and research workers. (Ed. CSIRO) 83-106, Melbourne University Press, Victoria (1970)

Hochachka, P.W.: Lactate dehydrogenases in poikilotherms: Definition of a complex isozyme system.- Comp. Biochem. Physiol. 18, 261-269 (1966)

-- :Action of temperature on branch points in glucose and acetate metabolism.- Comp. Biochem. Physiol. 25, 107-118 (1968)

-- :Basic strategies and mechanisms of enzyme adaptation of temperature.- in: Effects of temperature on ectothermic organisms. (Ed. Wieser, W.) 69-81, Springer Verlag, Berlin (1973)

Hodson, A.C.: Some aspects of the role of water in insect hibernation.- Ecol. Monogr. 7, 271-315 (1937)

Hoffmann, K.-H.: Der Einfluß der Temperatur auf die chemische Zusammensetzung von Grillen (Gryllus, Orthopt.).- Oecologia 13, 147-175 (1973)

Holdaway, F.G.: Fly strike of sheep: A natural phenomenon.- J. Coun. scient. ind. Res. Aust. 5, 205-211 (1932)

Hosgood, S.W.M.; Parsons, P.A.: Differences between Drosophila simulans and Drosophila melanogaster in tolerances to laboratory temperatures.- Drosoph. Inf. Serv. 41, 176 (1966)

House, H.L.: Changes from initial food choice in a fly larva, Agria affinis, as related to dietary proportions of nutrients.- J. Insect Physiol. 17, 1051-1059 (1971a)

-- :Relations between dietary proportions of nutrients, growth rate, and choise of food in the fly larva Agria affinis.- J. Insect Physiol. 17, 1225-1238 (1971b)

-- ;Riordan, D.F.; Barlow, J.S.: Effects of thermal conditioning and of degree of saturation of dietary lipids on resistance of an insect to a high temperature.- Can. J. Zool. 36, 629-632 (1958)

Jankowsky, H.-D.: I. Body temperature and external temperature.- in: Temperature and life. (Ed. Precht, H.; Christophersen, J.; Hensel, H.; Larcher, W.) 293-301, Springer Verlag, Berlin (1973)

Jeuniaux, C.: Hemolymph-Arthropoda.- in: Chemical Zoology, Vol. VI, Arthropoda, Part. B. (Ed. Florkin, M.; Scheer, B.T.) 63-118, Academic Press, New York (1971)

Kadlubowski, W.; Dudik, W.: Investigations on the variability of the thermic preferendum for chosen insects of the family Chrysomelidae (Coleoptera).- Bull. ent. Pol. 38, 175-187 (1968)

Kalmus, H.: Einfache Experimente mit Insekten.- Basel (1950)

Kammer, A.E.: Thoracic temperature, shivering, and flight in the monarch butterfly, Danaus plexippus (L.).- Z. vergl. Physiol. 68, 334-344 (1970a)

-- : A comparative study of motor patterns during pre-flight warm-up in hawkmoths.- Z. vergl. Physiol. 70, 45-56 (1970b)

Kanwisher, J.: Histology and metabolism of frozen intertidal animals.- Biol. Bull.116, 258-264 (1959)

-- :10. Kap.: Freezing in intertidal animals.- in: Cryobiology. (Ed. Meryman, H.T.) 487-494, Academic Press, London (1966)

Kappen, L.; Ullrich, W.R.: Verteilung von Chlorid und Zucker in Blattzellen halophiler Pflanzen bei verschieden hoher Frostresistenz.- Ber. dt. bot. Ges. 83, 265-275 (1970)

Karl, E.: Kap. 6 Ökologie: Abiotische Faktoren B. Temperatur.- in: Angewandte Entomologie. (Ed. Fritzsche, R.; Geiler, H.; Sedlag, U.) 309-327. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena (1968)

Keister, M.L.; Buck, J.B.: Respiration of Phormia regina in relation to temperature and oxygen.- J. Insect Physiol. 7, 51-72 (1961)

Keister, M.L.; Buck, J.B.: Respiration: Some exogenous and endogenous effects on rate of respiration.- in: The physiology of insecta. 3. (Ed. Rockstein, M.) 618-658, Academic Press, New York (1964)

Kerkut, G.A.; Taylor, B.J.R.: A temperature receptor in the tarsus of the cockroach, Periplaneta americana.- J. exp. Biol. 34, 486-493 (1957)

Kestler, P.: Die diskontinuierliche Ventilation bei Periplaneta americana L. und anderen Insekten.- Inaug. Diss. Naturwissensch. Fak. Würzburg (1971)

Kinnear, J.F.; Martin, M.-D.; Thomson,J.A.; Neufeld, G.J.: Developmental changes in the late larva of Calliphora stygia I. Haemolymph.- Aust. J. biol. Sci. 21, 1033-1045 (1968)

-- ;Thomsen, J.A.: Nature, origin and fate of major haemolymph proteins in Calliphora.- Insect Biochem. 5, 531-552 (1975)

Kirchner, W.: Ecological aspects of cold resistance in spiders (a comparative study).- in: Effects of temperature on ectothermic organisms (Ed. Wieser, W.) 271-279, Springer Verlag, Berlin (1973)

-- ;Kestler, P.: Untersuchungen zur Kälteresistenz der Schilfradspinne Araneus cornutus (Araneidae).- J. Insect Physiol. 15, 41-53 (1969)

-- ;Kullmann, E.: Ökologische Untersuchungen an einer Freilandpopulation von Nesticus cellulanus im Siebengebirge unter besonderer Berücksichtigung der Kälteresistenz (Araneae, Nesticidae).- Decheniana 125, 219-227 (1972)

Kitching, R.L.: Controlling the sheep blowfly.- Aust. Nat. Hist. 18, 122-127 (1974)

Kleinzeller, A. und Mitarb.: Manometrische Methoden und ihre Anwendung in Biologie und Biochemie.- Fischer Verlag, Jena (1965)

Kneitz, G.: Versuche zur Wärmeorientierung von Arbeiterinnen der Waldameisenart Formica polyctena Foerst. (Hym., Formicidae).- Insectes soc. 13, 285-296 (1966)

Knipling, E. and Travis, B.V.: Relative importance and seasonal activity of Cochliomyia americana C. & P. and other woundinfesting blowflies, Valdosta, Ca., 1935-1936.- J. econ. Ent. 30, 727-735 (1937)

Komatsu, St.K.; Miller, H.T.; DeVries, A.L.; Osuga, D.T.; Feeney, R.E.: Blood plasma proteins of cold-adapted antarctic fishes.- Comp. Biochem. Physiol. 32, 519-527 (1970a)

-- ;DeVries, A.L.; Feeney, R.E.: Studies of the structure of freezing point-depressing glycoproteins from an antarctic fish.- J. biol. Chem. 245, 2909-2913 (1970b)

Kopvillem, H.; Kuusik, A.: On the cold-hardiness of overwintering eggs of the European pine sawfly-Neodiprion

sertifer (Goeffr) and its parasite Achrysocharella ruforum (Krausse).- Eesti NSV Tead. Acad. Toim. (Ser. Biol.) 20, 291-297 (1971)

Kowalevsky, A.: Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden.- Z. wiss. Zool. 45, 542-594 (1887)

Kozhantschikov, I.W.: Physiological conditions of cold-hardiness in insecta.- Bull. ent. Res. 29, 253-262 (1938)

-- :Thermostable respiration in its relation to the cold-hardiness of insects.- Zool. J. 18, 86-98 (1939)

Kramer, D.C.: Temperature preferences in the eastern garter snake (Thamnophis sirtalis sirtalis).- Proc. Indiana Acad. Sci. 78, 445 (1968)

Krogh, A.: Respiratory exchange of animals and man.- Monographs on biochemistry (Ed. Plimmer and Hopkins) Longmans, Green and Co., London (1916)

Krüger, F.: Zwei neue Temperaturorgeln.- Verh. dt. zool. Ges. Wilhelmshaven 1951, 263-267 (1951)

Krumbiegel, J.: Untersuchungen über physiologische Rassenbildung.- Zool. Jb. System. 63, 183-280 (1932)

Krunic, M.D.: Influence of food on the cold-hardiness of Megachile rotundata (F.).- Can. J. Zool. 49, 863-865 (1971)

-- ;Salt, R.W. Seasonal changes in glycerol content and supercooling points of Megachile rotundata (F.) and M. relativa Cress.- Can. J. Zool. 49, 663-666 (1971)

Kuusik, A.: Studies on the relation between time of freezing and supercooling point in the larvae of Petrova resinella L. using an aspiration - cryostat.- Eesti NSV Tead. Akad. Toim. (Ser.Biol.) 19, 219-223 (1970)

Laake, E.W.; Cushing, E.C.; Parish, H.E.: Biology of the primary screw worm fly, Cochliomyia americana, and a comparison of its stages with those of C. macellaria.- U.S. Dept. Agr., Tech. Bull. 500, 1-24 (1936)

-- ;Smith, C.L.: The hydrogen-ion concentration of myiotic wounds in sheep and goats.- J. econ. Ent. 31, 441-443 (1938)

Lapage, G.: Mönnigs Veterinary Helminthology and Entomology. 4. ed.- Bailliere, Tindall and Cox, XV + 511 pp. London (1959)

Larsen, E.B.: Problems of heat death and heat injury experiments on some species of Diptera.- Det Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biolog. Meddelelser 19, 1-52 (1943)

Laudani, U.: Alcune osservazioni sul metabolismo ossidativo di Musca domestica. L.- Boll.Zool. 32, 751-758 (1965)

Laudien, H. IV Activity, behavior etc..- in: Temperature and life. (Ed. Precht, H.: Christophersen, J.; Hensel, H.; Larcher, W.) 441-469, Springer Verlag, Berlin (1973)

Leader, J.P.: Tolerance to freezing of hydrated and partially hydrated larvae of Polypedilum (Chironomidae).- J. Insect Physiol. 8, 155-163 (1962)

Levenbook, L.: The effect of carbon dioxide and certain respiratory inhibitors on the respiration of larvae of the horse bot fly (Gastrophilus intestinalis De Geer).- J. exp. Biol. 28, 181-202 (1951)

-- :Hemolymph amino acids and peptides during larval growth of the blowfly Phormia regina.- Comp. Biochem. Physiol. 18, 341-351 (1966)

-- ;Dinamarca, M.L.: Free amino acids and related compounds during metamorphosis of the blowfly Phormia regina.- J. Insect Physiol. 12, 1343-1362 (1966)

Lin, Y.; Duman, J.G.; DeVries, A.L.: Studies on the structure and activity of low molecular weight glycoproteins from an antarctic fish.- Biochem. biophys. Res. Commun. 46, 87-92 (1972)

Lindh, N.O.: Some characteristics of glycogen from a fly pupa (Calliphora erythrocephala Meig.).- Comp. Biochem. Physiol. 20, 209-216 (1967)

Lindquist, A.W.: Flies attracted to decomposing liver in Lake Country, California.- Pan - Pacif. Ent. 30, 147-152 (1954)

Lindroth, G.H.: Die fennoskandischen Carabiden. Eine tiergeographische Studie.- Göteborgs K. Vetensk.-o. Vitterh. Samh. Handl., F. 6. Ser. B., 4 Nr. 3, 1-911 (1949)

Linley, J.R.; Evans, D.G.: Behavior of Aedes taeniorhynchus larvae and pupae in a temperature gradient.- Entomologia exp. appl. 14, 319-332 (1971)

Lodge, O.C.: An examination of the sense-reactions of flies.- Bull. ent. Res. 9, 141-151 (1918)

Loeb, J.: Der Heliotropismus der Thiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.- Verlag Georg Hertz, 118 S., Würzburg (1890)

Loftus, R.: The response of the antennal cold receptor of Periplaneta americana to rapid temperature changes and to steady temperature.- Z. vergl. Physiol. 59, 413-455 (1968)

Losina-Losinsky, L.K.: The resistance of insects to deep cooling and to intracellular freezing.- in: The cell and environmental temperature. (International symposium on cytoecology, Leningrad 1963). (Ed. Troshin, A.S.; engl. edition: Prosser, C.L.) 90-97, Pergamon Press, Oxford (1967)

Lovelock, J.E.: The haemolysis of human red blood-cells by freezing and thawing.- Biochim. biophys. Acta 10, 414-426 (1953a)

Lovelock, J.E.: The mechanism of the protective action of glycerol against haemolysis by freezing and thawing.- Biochim.biophys.Acta. 11, 28-36 (1953b)

-- :The protective action of neutral solutes against haemolysis by freezing and thawing.- Biochem. J. 56, 265-270 (1954)

Ludwig, D.; Crowe, P.A; Hassemer, M.M.: Free fat and glycogen during metamorphosis of Musca domestica L.- J. N.Y. ent. Soc. 72, 23-28 (1964)

Mackerras, M.J.: Observations on the life histories, nutritional requirements and fecundity of blowflies.- Bull. ent. Res. 24, 353-362 (1933)

-- ;Fuller, M.E.: A survey of the australian sheep blowflies.- J. Coun. scient. ind. Res. Aust. 10, 261-270 (1937)

Madel, G.: Zur Biologie der Ziegendasselfliege Crivellia silenus Brauer (Hypodermatidae) in Afghanistan.- Folia Parasit. (Praha) 18, 85-91 (1971)

Madge, D.S.: Preferred temperatures of land arthropods.- Nature 190, 106-107 (1961)

Mail, G.A.: Winter temperature gradients as a factor in insect survival.- J. econ. Ent. 25, 1049-1053 (1932)

Malan, E.M.; Giliomee, J.H.: Aspekte van die gedrag van Dacus ciliatus Loew (Diptera: Trypetidae).- J. ent. Soc. sth. Afr. 32, 141-146 (1969)

Maluf, N.S.R.: The blood of Arthropods.- Q. Rev. Biol. 14, 149-171 (1939)

Mangum, C.P.; Johansen, K.: The colloid osmotic pressures of invertebrate body fluids.- J. exp. Biol. 63, 661-671 (1975)

Marinkovic, D.; Crumpacker, D.W.; Salceda, V.M.: Genetic loads and cold temperature resistance in Drosophila pseudoobscura.- Am. Nat. 103, 235-246 (1969)

Martin, M.-D.; Kinnear, J.F.; Thomson, J.A.: Developmental changes in the late larva of Calliphora stygia. II. Protein synthesis.- Aust. J. biol. Sci. 22, 935-945 (1969)

-- ; -- ; -- :Developmental changes in the late larva of Calliphora stygia. IV. Uptake of plasma protein by the fat body.- Aust. J. biol.Sci. 24, 291-299 (1971)

Martini, E.; Teuber, E.: Über das Verhalten von Stechmücken, besonders von Anopheles maculipennis, bei verschiedenen Temperaturen und Luftfeuchtigkeiten.- Beiheft I z. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. Pathologie und Therapie exot. Krankheiten 37, 1-80 (1933)

Mason, B.J.: The nucleation of supercooled water clouds.- Sci. Prog. 44, 479-499 (1956)

Maurus, M.: Temperaturwahl und Wahltemperatur einheimischer Mäuse.- Zool. Jb., Abt. Allgem. Zool. Physiol. 68, 335-368 (1958)

May, R.: Inaug. Diss. Math.-Nat.Fak. Univ. Bonn (in Vorb.)

Meincke, K.-F.: Osmotischer Druck und ionale Zusammensetzung der Hämolymphe winterschlafender Helix pomatia bei konstanter und sich zyklisch ändernder Temperatur.- Z. vergl. Physiol. 76, 226-232 (1972)

-- :Die Wirkung der Temperatur auf den Stoffhaushalt von Helix pomatia im Herbst.- J. comp. Physiol. 88, 103-112 (1974)

Mellanby, K.: Acclimatization and the thermal death point in insects.- Nature 173, 582-583 (1954)

-- :Life at low temperatures.- Advancement of Science, London, 15, 409-417 (1959)

Merker, E.; Adlung, K.G.: Die Änderungen des Temperaturpräferendums der Borkenkäfer im Vor- und Nachwinter.- Zool. Jb., Abt. Allgem. Zool. Physiol. 68, 325-334 (1958)

Merrifield, F.: Systematic temperature experiments on some Lepidoptera in all their stages.- Trans. R. ent. Soc. Lond., Part I,131-159 (1890)

Meryman, H.T.: Freezing injury and its prevention in living cells.- Ann. Rev. Biophys. Bioengineer. 3, 341-363 (1974)

Meyer.S.G.E.: Der respiratorische Stoffwechsel von Callitroga macellaria (Fabricius), (Diptera, Calliphoridae), in Abhängigkeit von Entwicklung und Umwelt. (Mit einem Rechenprogramm zur mathematisch-statistischen Auswertung von Warburg-Versuchen).- Inaug. Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Bonn (1971)

-- :Variation von Glycerin, Sorbit und anderen Metabolitgehalten infolge von Temperaturstress bei Larven von Callitroga macellaria.- J. Insect Physiol. 20, 395-403 (1974)

-- :Regulationsmechanismen des Stoffwechsels von Fliegenlarven bei extremen Umweltbedingungen.- Verh. dt. zool. Ges.,127 (1975)

-- :Beziehungen zwischen Stoffwechselrate, Q_{10}, Resistenz, Toleranz-Bereich, Eury- und Stenothermie.- J. Insect Physiol. 22, 235-241 (1976a)

-- :Die Hitzeresistenz von Calliphoridenlarven in Abhängigkeit von Entwicklung und Zuchttemperatur.- J. Insect Physiol. 22, 907-912 (1976b)

-- ;Schaub, G.A.: Der respiratorische Stoffwechsel von Calliphoridenlarven in Beziehung zu Temperaturadaptation und Regulation.- J. Insect Physiol. 19, 2183-2198 (1973)

Meyerhoff, G.: Untersuchungen über die Thermotaxis der Honigbiene Apis mellifica L. - Arch. Geflügelz. Kleintierk. 2, 36-68 (1953)

Miller, L.K.; Smith, J.S.: Production of threitol and sorbitol by an adult insect; association with freezing tolerance.- Nature 258, 519-520 (1975)

Mitchell, M.J.: Microrespirometry of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) using gas chromatography.- in: Progress in soil zoology. (Ed. Vanek, J.) 563-570, Academia, Prag (1975)

Morrissey, R.E.; Baust, J.G.: The ontogeny of cold tolerance in the gall fly, Eurosta solidagensis.- J. Insect Physiol. 22, 431-437 (1976)

Murray, R.W.: Temperature receptors in animals.- Symp. Soc. exp. Biol. 16, 245-266 (1962)

Newell, R.C.: Biology of intertidal animals.- Logos Press, VIII + 555 S., London (1970)

-- ;Northcroft, H.R.: A re-interpretation of the effect of temperature on the metabolism of certain marine invertebrates.- J. Zool. 151, 277-298 (1967)

Nieschulz, O.: Über die Bestimmung der Vorzugstemperatur von Insekten (besonders von Fliegen und Mücken).- Zool. Anz. 103,21-29 (1933)

-- :Über die Temperaturbegrenzung der Aktivitätsstufen von Stomoxys calcitrans.- Z. ParasitKde. 6, 220-242 (1934a)

-- :Über die Vorzugstemperatur von Stomoxys calcitrans.- Z. angew. Ent. 21, 224-238 (1934b)

-- :Über die Temperaturabhängigkeit der Aktivität und die Vorzugstemperatur von Musca domestica und Fannia canicularis.- Zool. Anz. 110, 225-233 (1935)

-- ;du Toit, R.: Über die Temperaturabhängigkeit der Aktivität und die Vorzugstemperatur von Stomoxys calcitrans, Musca vicina und M. crassirostris in Südafrika.- Zbl. Bakteriol., Parasitenk. Infektionskrankh., 2. Abt. 89, 244-249 (1933)

Nogge, G.: Wirt-Parasit-Beziehungen zwischen Rind und Dasselarve Hypoderma bovis (De Geer) (Diptera, Hypodermatidae),- Inaug. Diss. Math.-Nat. Fak. Univ.,Bonn (1969)

-- :Wachstum und Sauerstoffverbrauch der Larven von Hypoderma bovis (De Geer) (Diptera, Hypodermatidae).- Oecologia 4, 381-390 (1970)

Nordin, J.H.: Enzyme activity in cryobiological systems.- Cryobiol. 6, 278 (1969)

Norris, K.R.: The ecology of sheep blowflies in Australia.- Biogeography and ecology in Australia 8, 514-544 (1959)

-- :The bionomics of blowflies.- Ann. rev. ent. 10, 47-69 (1965)

Nuorteva, P.: Synanthropy of blowflies (Dipt., Calliphoridae) in Finland.- Ann. Ent. Fenn. 29, 1-49 (1963)

-- :The flying activity of blowflies (Dipt. Calliphoridae) in subarctic conditions.- Ann. Ent. Fenn. 31, 242-245 (1965)

Nuorteva, P.: The synanthropy and bionomics of blowflies in subarctic northern Finland.- Wiad. parazyt. 13, 603-607 (1967)

-- :The occurrence of pollenine and calliphorine flies in Urjala during the years 1963-64, with some conclusions from a five-year period of observations.- Lounais-Hämeen Luonto 34, 3-14 (1969)

-- ;Auvinen, E.: A case of intestinal myiasis caused by Calliphora vicina (R.-D.) (Dipt., Calliphoridae) in a baby.- Ann. Ent. Fenn. 34, 244 (1968)

-- ;Laurikainen, E.: Synanthropy of blowflies (Dipt., Calliphoridae) on the island of Gotland, Sweden.- Ann. Ent. Fenn. 30, 187-190 (1964)

-- ;Vesikari, T.: The synanthropy of blowflies (Dipt., Calliphoridae) on the coast of the arctic ocean.- Ann. Med. Exp. Fenn. 44, 544-548 (1966)

Nuttall, R.M.: The effect of acclimation upon the survival of Ptinus tectus and Tenebrio molitor when exposed to low temperatures.- Entomologia exp. appl. 13, 217-228 (1970)

Nyst, R.H.: Contribution à l'Etude de l'Hormone Nymphogène Ligatures, Transplantations, Mesures Respiratoires, Interprétation Nouvelle de la Ringdrüse des Diptères cyclorrhaphes.- Ann. Soc. R. Belg. 72, 74-104 (1941)

Ohyama, Y.; Asahina, E.: Frost resistance in adult insects.- J. Insect Physiol. 18, 267-282 (1972)

Parish, H.E.: Overwintering of Cochliomyia americana and C. macellaria at Menard, Texas.- J. econ. Ent. 38, 83-84 (1945)

-- ;Cushing, E.C.: Locations for blowfly traps: abundance and activity of blowflies and other flies in Menard County, Tex.- J. econ. Ent. 31, 750-763 (1938)

Payne, N.M.: Freezing and survival of insects at low temperatures.- Q. Rev. Biol. 1, 270-282 (1926a)

-- :The effect of environmental temperatures upon insect freezing points.- Ecology 7, 99-106 (1926b)

-- :Measures of insect cold hardiness.- Biol. Bull. 52, 449-457 (1927a)

-- :Freezing and survival of insects at low temperatures.- J. Morph. 43, 521-546 (1927b)

-- :Absolute humidity as a factor in insect cold hardiness with a note on the effect of nutrition on cold hardiness.- Ann. ent. Soc. Am. 22, 601-620 (1929)

Pearincott, J.V.: Changes in the lipid content during growth and metamorphosis of the house-fly, Musca domestica Linnaeus.- J. cell. comp. Physiol. 55, 167-174 (1960)

Perez, Ch.: Récherches histologiques sur la métamorphose des muscides Calliphora erythrocephala Mg.- Archs. Zool. exp. gen. 44, 5. Serie. Bd. 4, 1-274 (1910)

Pfadt, R.E.: Effects of temperature and humidity on larval and pupal stages of the common cattle grub.- J. econ. Ent. 40, 293-300 (1947)

Povolny, D.: Kap. 2. Synanthropy.- in: Flies and Disease. Vol. I: Ecology, classification and biotic associations. (Ed. Greenberg, B.) 16-54, Princeton Univ. Press. Princeton, N.J. (1971)

Powell, W.: Supercooling and the low-temperature survival of the green spruce aphid Elatobium abietinum.- Ann. appl. Biol. 78, 27-37 (1974)

-- :Supercooling temperature distribution curves as possible indicators of aphid food quality.- J. Insect Physiol. 22, 595-599 (1976)

-- ;Parry, W.H.: Effects of temperature on overwintering populations of the green spruce aphid Elatobium abietimun.- Ann. appl. Biol. 82, 209-219 (1976)

Precht, H.; Christophersen, J.; Hensel, H.: Temperatur und Leben.- Springer Verlag, XII + 514 S., Heidelberg (1955a)

-- :Der Einfluß der Temperatur auf physikalisch-chemische Prozesse und auf biologisch bedeutsame Stoffe.- in: Temperatur und Leben.- (Ed. Precht, H.; Christophersen, J.; Hensel, H.) 2-15, Springer Verlag, Berlin (1955b)

-- ;Christophersen, J.; Hensel, H.; Larcher, W.: Temperature and life.- Springer Verlag, XX + 779 S., Berlin (1973)

Price, G.M.: Protein and nucleic acid metabolism in insect fat body.- Biol. Rev. 48, 333-375 (1973)

Prosser, C.L.: Kap. 9 Temperature.- in: Comparative animal physiology (Ed. Prosser, C.L.; Brown, F.A.) 2. ed. 238-284, Saunders Corp., Philadelphia (1961)

-- :Kap. 2 Perspectives of adaptation: theoretical aspects.- in: Handbook of physiology, Sect. 4, Adaptation to the environment (Ed. Dill. D.B., Adolph, E.F., Wilber, C.G.) 11-25, Am. Physiol. Soc., Washington (1964)

-- :Molecular Mechanism of Temperature Adaptation.- Nr. 84, American Assoc. for the Advancement of Science, Washington (1967a)

-- :Summation and theory of adaptation. Molecular mechanisms of temperature adaptation in relation to speciation.- in: Molecular mechanism of temperature adaptation. (Ed. Prosser, C.L.) 351-376, Nr. 84, American Assoc. for the Advancement of Science, Washington (1967b)

Prusch, R.D.: Secretion of a hyperosmotic excreta by the blowfly larva, Sarcophaga bullata.- Comp. Biochem. Physiol. 46 A, 691-698 (1973)

Ratcliffe, F.N.: Observations on the sheep blowfly (Lucilia sericata Meig.) in Scotland.- Ann. appl. Biol. 22, 742-752 (1935)

Raymond, J.A.; Lin Y.; De Vries, A.L.: Glycoprotein and protein antifreezes in two Alaskan fishes.- J. exp. Zool. 193, 125-130 (1975)

De Réaumur, R.A.F.: Memoires pour servir à l'histoire des insectes. Tome II.- Paris: de l'Imprimerie Royale, Amsterdam (1736/1737)

Remmert, H.: Über tagesperiodische Änderungen des Licht- und Temperaturpräferendums bei Insekten (Untersuchungen an Cicindela campestris und Gryllus domesticus).- Biol. Zbl. 79, 577-584 (1960)

Richards, A.G.: Temperature in relation to the activity of single and multiple physiological systems in insects.- Proc. 10. Int. Congr. Ent., Montreal 1956, 2, 67-72 (1958)

Richards, S.A.: Temperature regulation.- Wykeham Publ. 212 S., London (1973)

Rietschel, G.: Die Larvalentwicklung der Dasselfliege Oestromyia leporina Pall. (Diptera, Hypodermatidae).- Z. ParasitKde. 47, 283-297 (1975)

Ring, R.A.: Photoperiodic control of diapause induction in the larva of Lucilia caesar L. (Dipt./Calliphoridae).- J. exp. Biol. 46, 117-122 (1967a)

-- :Maternal induction of diapause in the larva of Lucilia caesar L. (Dipt./Calliphoridae).- J. exp. Biol. 46, 123-137 (1967b)

-- :Termination of diapause in the larva of Lucilia caesar L. (Diptera: Calliphoridae).- Can. J. Zool. 46, 335-344 (1968)

-- :Variations in the photoperiodic reaction controlling diapause induction in Lucilia caesar L. (Diptera: Calliphoridae).-Can.J.Zool. 49, 137-142 (1971)

-- :Relationship between diapause and supercooling in the blowfly, Lucilia sericata (Mg.) (Diptera: Calliphoridae).- Can. J. Zool. 50, 1601-1605 (1972)

Roberts, J.A.; Kitching, R.L.: Ingestion of sugar, protein and water by adult Lucilia cuprina (Wied.) (Diptera. Calliphoridae).- Bull. ent. Res. 64, 81-88 (1974)

Robertson, C.W.: The metamorphosis of Drosophila melanogaster, including an accurately timed account of the principal morphological changes.- J. Morph. 59, 351-399 (1936)

Robinson, W.: A study of the effect of surgical shock on insects.- J. agric. Res. 37, 743-748 (1928a)

-- :Determination of the natural undercooling and freezing points in insects.- J. agric. Res. 37, 749-755 (1928b)

Roedel, H.: Über das vitale Temperatur-Minimum wirbelloser Tiere.- Z. Naturw. 59, 183-214 (1886)

Rose, A.H.: Thermobiology.- Academic Press, XIV + 653 S., London (1967)

Roth, E.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Stoffwechsel, Tagesperiodik und Lebensabschnitten bei der Fliege Musca domestica L..- Zool. Jb., Physiol. 72, 235-263 (1966)

Sacca, G.: On the winter biology of Musca domestica L. in central Italy.- Proc. Int. Congr. Zool. 14th.,389-394 (1953)

-- :Comparative Bionomics in the Genus Musca.- Ann. Rev. Ent. 9, 341-358 (1964)

Sachs, L.: Angewandte Statistik. 4.ed. - Springer Verlag, XX + 545 S., Berlin (1974)

Salt, R.W.: Studies on the freezing process in insects.- Minn. Agr. Exp. Sta. Tech. Bull. 116, 1-41 (1936)

-- :The effects of subzero temperatures on Hypoderma lineatum De Vill.- Scient. Agric. 25, 156-160 (1944)

-- :Time as a factor in the freezing of undercooled insects.- Can. J. Res., Sect. D 28, 285-291 (1950)

-- :The influence of food on cold hardiness of insects.- Can. Ent. 85, 261-269 (1953)

-- :Extent of ice formation in frozen tissues, and a new method for its measurement.- Can. J. Zool. 33, 391-403 (1955)

-- :Influence of moisture content and temperature on cold-hardiness of hibernating insects.- Can. J. Zool. 34, 283-294 (1956)

-- :Natural occurrence of glycerol in insects and its relation to their ability to survive freezing.- Can. Ent. 89, 491-494 (1957)

-- :Cold-hardiness of insects.- Proc. 10th. Int. Congr. Ent. 2, 73-77 (1958a)

-- :Role of glycerol in producing abnormally low supercooling and freezing points in an insect, Bracon cephi (Gahan).- Nature 181, 1281 (1958b)

-- :Application of nucleation theory to the freezing of supercooled insects.- J. Insect Physiol. 2, 178-188 (1958c)

-- :Relationship of respiration rate to temperature in a supercooled insect.- Can. J. Zool. 36, 265-268 (1958d)

-- :Role of glycerol in the cold-hardening of Bracon cephi (Gahan).- Can. J. Zool. 37, 59-69 (1959a)

-- :Survival of frozen fat body cells in an insect.- Nature 184, 1426 (1959b)

-- :Resistance of poikilothermic animals to cold.- Br. med. Bull. 17, 5-8 (1961a)

-- :A comparison of injury and survival of larvae of Cephus cinctus Nort. after intracellular and extracellular freezing.- Can. J. Zool. 39, 349-357 (1961b)

Salt, R.W.: Principles of insect cold-hardiness.- Ann.Rev. Ent. 6, 55-74 (1961c)

-- :Intracellular freezing in insects.- Nature 193, 1207-1208 (1962)

-- :Delayed inoculative freezing of insects.- Can. Ent. 95, 1190-1202 (1963)

-- :Kap. 21. Terrestrial animals in cold: arthropods.- in: Handbook of physiology. Sect. 4, Adaptation to the environment. (Ed. Dill, D.B.; Adolph, E.F.; Wilber, C.G.) 349-355, Am. Physiol. Soc., Washington (1964)

-- :Factors influencing nucleation in supercooled insects.- Can. J. Zool. 44, 117-133 (1966a)

-- :Effect of cooling rate on the freezing temperatures of supercooled insects.- Can. J. Zool. 44, 655-659 (1966b)

-- :Relation between time of freezing and temperature in supercooled larvae of Cephus cinctus Nort.- Can. J. Zool. 44, 947-952 (1966c)

-- :Location and quantitative aspects of ice nucleators in insects.- Can. J. Zool. 46, 329-333 (1968)

-- :The survival of insects at low temperatures.- Symp. Soc. exp. Biol.23, 331-350 (1969)

-- :Analysis of insect freezing temperature distributions.- Can. J. Zool. 48, 205-208 (1970)

Santarius, K.A.: The protective effect of sugars on chloroplast membranes during temperature and water stress and its relationship to frost, desiccation and heat resistance.- Planta (Berl.) 113, 105-114 (1973)

-- :Seasonal changes in plant membrane stability as evidenced by the heat sensitivity of chloroplast membrane reactions.- Z. Pfl. Physiol. 73, 448-451 (1974)

Schlieper, C.: Cellular ecological adaptations and reactions, demonstrated by surviving isolated gill tissues of bivalves.- in: The cell and environmental temperature. (International Symposium on Cytoecology, Leningrad 1963). (Ed. Troshin, A.S.; engl. edition: Prosser, C.L.) 191-199, Pergamon Press, Oxford (1967)

Schmeing-Engberding, F.: Die Vorzugstemperaturen einiger Knochenfische und ihre physiologische Bedeutung.- Z. Fisch. N.F. 2, 125-155 (1953)

Schmidt, G.: Der Stoffwechsel der Caraben (Ins. Coleopt.) und seine Beziehung zum Wasserhaushalt.- Zool. Jb., Abt. Physiol. 66, 273-294 (1955)

-- :Der Einfluß des Wasserhaushalts und Stoffwechsels auf die Vorzugstemperatur der Insekten.- Biol. Zbl. 75, 179-205 (1956)

-- :Die Bedeutung des Wasserhaushalts für das ökologische Verhalten der Caraben (Ins.Coleopt.)-Z. angew. Ent. 40, 390-399 (1957)

Scholander, P.F.; Flagg, W.; Hock, R.J.; Irving, L.: Studies on the physiology of frozen plants and animals in the arctic.- J. cell. comp. Physiol. 42, Suppl. 1, 1-56 (1953a)

-- ; -- ; Walters, V., and Irving, L. Climatic adaptation in arctic and tropical poikilotherms.- Physiol. Zoöl. 26, 67-92 (1953b)

-- ;van Dam, L.: The concentration of hemoglobin in some cold water arctic fishes.- J. cell. comp. Physiol. 49, 1-4 (1957)

-- ; -- ;Kanwisher, J.W.; Hammel, H.T.; Gordon, M.S.: Supercooling and osmoregulation in arctic fish.- J. cell. comp. Physiol. 49, 5-24 (1957)

Schulze, W.G.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Vorzugstemperatur von medizinisch wichtigen Schmeißfliegen- und Stechmückenarten (Calliphoridae und Culicidae).- Z. angew. Ent. 44, 64-101 (1959)

Schwalbach, G.; Agostini,B.: Über Beziehungen zwischen Kälteresistenz und Mitochondrienmorphologie bei der Wespe (Vespa germanica F.).- Z. Zellforsch. 62, 113-120 (1964)

Schwerdtfeger, F.: Ökologie der Tiere. Bd. I Autökologie.- Verlag Paul Parey, 461 S., Hamburg (1963)

Shaaya, E.; Karlson, P.: Der Ecdysontiter während der Insektenentwicklung. II. Die postembryonale Entwicklung der Schmeißfliege Calliphora erythrocephala Meig..- J. Insect Physiol. 1, 65-69 (1965)

Shanahan, G.J.: A review of the flystrike problem of sheep in Australia.- J. Aust. Inst. agric. Sci. 31, 11-24 (1965)

Silcock, M.; Parsons, P.A.: Temperature preference differences between strains of Mus musculus, associated variables, and ecological implications.- Oecologia 12, 147-160 (1973)

Sivasubramanian, P.; Ducoff, H.S.; Fraenkel, G.: Effect of X-Irradiation on the formation of the puparium in the fleshfly, Sarcophaga bullata.- J. Insect Physiol. 20, 1303-1317 (1974)

Smit, B.: A study of the sheep blowflies of South Africa.- 17th Rep. Dir. Vet. Serv. Onderstep.,299-421 (1931)

Smith,L.B.: Effects of cold-acclimation on supercooling and survival of the rusty grain beetle, Cryptolestes ferrugineus (Stephens) (Coleoptera: Cucujidae) at subzero temperatures.- Can. J. Zool. 48, 853-858 (1970)

Somero, G.N.: Enzymic mechanisms of temperature compensation: Immediate and evolutionary effects of temperature on enzymes of aquatic poikilotherms.- Am. Nat. 103, 517-530 (1969)

-- ;Hochachka, P.W.: Biochemical adaptation to the environment.- Am. Zoologist 11, 159-167 (1971)

Somme,L.: On the overwintering of houseflies (Musca domestica L.) and stable flies (Stomoxys calcitrans (L)) in Norway.- Norsk ent. Tidsskr. 11, 191-223 (1961)

-- :Effects of glycerol on cold-hardiness in insects.- Can. J. Zool. 42, 87-101 (1964)

-- :Further observations on glycerol and cold-hardiness in insects.- Can. J. Zool. 43, 765-770 (1965a)

-- :Changes in sorbitol content and supercooling points in overwintering eggs of the European red mite (Panonychus ulmi (Koch)).- Can. J. Zool. 43, 881-884 (1965b)

-- :The effect of temperature, anoxia, or injection of various substances on haemolymph composition and supercooling in larvae of Anagasta kuehniella (Zell.).-J. Insect Physiol. 12, 1069-1083 (1966)

-- :The effect of temperature and anoxia on haemolymph composition and supercooling in three overwintering insects.- J. Insect Physiol. 13, 805-814 (1967)

-- :Mannitol and Glycerol in overwintering aphid eggs.- Norsk ent. Tidsskr. 16, 107-111 (1969)

-- ;Östbye, E.: Cold-hardiness in some winter active insects.- Norsk ent. Tidsskr. 16, 45-48 (1969)

Steiner, G.: Eine Zuchtweise für Fleischfliegen.-Zool. Anz. 138, 97 (1942)

Stobbart, R.H.; Shaw, J.: Kap. 8. Salt and water balance;excretion.- in: The physiology of insecta. 5. (Ed. Rockstein, M.) 2. ed., 362-446, Academic Press, New York (1974)

Strange, P.H.: The spectral sensitivity of Calliphora maggots.- J. exp. Biol. 38, 237-248 (1961)

Strangways-Dixon, J.: The relationship between nutrition, hormones and reproduction in the blowfly Calliphora erythrocephala (Meig.) I. Selective feeding in relation to the reproductive cycle, the corpus allatum volums and fertilization.- J. exp. Biol. 38, 225-235 (1961a)

-- :The relationship between nutrition, hormones and reproduction in the blowfly Calliphora erythrocephala (Meig.) II. The effect of removing the ovaries, the corpus allatum and the median neurosecretory cells upon selective feeding and the demonstration of the corpus allatum cycle.- J. exp. Biol. 38, 637-646 (1961b)

Subklew, W.: Reizphysiologisches Verhalten der Larve von Agriotes obscurus L..- Z. vergl. Physiol. 21, 157-166 (1935)

Swan, H.: Thermoregulation and bioenergetics patterns for vertebrate survival.- American Elsevier Publ. Comp.,XIII + 430 S., New York (1974)

Tate, L.G.; Wimer, L.T.: Carbohydrate changes during metamorphosis of the blowfly Phormia regina.- Insect Biochem. 1, 199-206 (1971)

Theodorides, J.; van Heerdt, P.F.: Nouvelles recherches écologiques sur les nécrophores (Coleoptera Silphidae): Comparaison des résultats du terrain avec ceux du laboratoire (Thermopreferendum et hygropreferendum).- Physiologia comp. Oecol. 2, 297-309 (1950)

Thiele, H.-U.: Zusammenhänge zwischen Jahreszeit der Larvalentwicklung und Biotopbindung bei waldbewohnenden Carabiden.- XIth Int. Congr. Ent. Wien 1960, 3, 165-169 (1962)

-- :Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden.- Z. Morph. Ökol. Tiere 53, 387-452 (1964)

-- :Ein Beitrag zur experimentellen Analyse von Euryökie und Stenökie bei Carabiden.- Z. Morph. Ökol. Tiere 58, 355-372 (1967)

-- ;Lehmann, H.: Analyse und Synthese im tierökologischen Experiment.- Z. Morph. Ökol. Tiere 58, 373-380 (1967)

Thiessen, C.I.; Mutchmor, J.A.: Some effects of thermal acclimation on muscle apyrase activity and mitochondrial number in Periolaneta americana and Musca domestica.- J. Insect Physiol. 13, 1837-1842 (1967)

Thomsen, E.; Thomsen, M.: Über das Thermopräferendum der Larven einiger Fliegenarten.- Z. vergl. Physiol. 24, 343-380 (1937)

Tyndale-Biscoe, M.; Hughes, R.D.: Changes in the female reproductive system as age indicators in the bushfly Musca vetustissima Wlk.- Bull. ent. Res. 59, 129-141 (1968)

Umbreit, W.W.; Burris, R.H.; Stauffer, J.F.: Manometric techniques - a manual describing methods applicable to the study of tissue metabolism.- Burgess Publ. Comp. (1964)

Uvarov, B.P.: Insects and climate,- Trans. Ent. Soc. London 79, 1-238 (1931 a)

-- :Wetter und Klima in ihren Beziehungen zu den Insekten.- Z. angew. Ent. 17, 156-177 (1931 b)

Verma, G.N.: Oxygen uptake by intact and crushed larvae, pupae and adults of Sarcophaga ruficornis (Fabricius) (Diptera: Sarcophagidae) and of Lucilia cuprina (Wiedemann)(Diptera: Calliphoridae).- Indian J. Ent. 32, 376-378 (1970)

Vinogradova, E.B.: The pattern of reactivation of diapausing larvae in the blowfly, Calliphora vicina.- J. Insect Physiol. 20, 2487-2496 (1974)

-- ;Zinovjeva, K.B.: Maternal induction of larval diapause in the blowfly, Calliphora vicina.- J. Insect Physiol. 18, 2401-2409 (1972)

Vogt, W.G.; Woodburn, T.L.; Tyndale-Biscoe, M.: A method of age determination in Lucilia cuprina (Wied.) (Diptera, Calliphoridae) using cyclic changes in the female reproductive system.- Bull. ent. Res. 64, 365-370 (1974)

Wardle, R.A.: The seasonal frequency of calliphorine blowflies

in Great Britain.- J. Hyg. 26, 441-464 (1927)

Wasserthal, L.T.: The role of butterfly wings in regulation of body temperature.- J. Insect Physiol. 21, 1921-1930 (1975)

Waterhouse, D.F.: Studies of the physiology and toxicology of blowflies. XIV. The composition, formation and fate of the granules in the malpighian tubules of Lucilia cuprina larvae.- Aust. J. scient. Res., Ser. B. 3, 76-112 (1950)

-- ;Paramonov, S.J.: The status of the two species of Lucilia (Diptera, Calliphoridae) attacking sheep in Australia.- Aust. J. scient. Res., Ser. B. 3, 310-336 (1950)

Way, M.J.: The effects of freezing temperatures on the developing egg of Leptohylemyia coarctata Fall. (Diptera, Muscidae) with special reference to diapause development.- J. Insect Physiol. 4, 92-101 (1960)

Webber, L.G.: The relationship between larval and adult size of the Australian sheep blowfly, Lucilia cuprina (Wied.).- Aust. J. Zool. 3, 346-353 (1955)

-- :Utilization and digestion of carbohydrates by the Australian sheep blowfly Lucilia cuprina.- Aust. J. Zool. 5, 164-172 (1957)

Weber, E.: Grundriss der biologischen Statistik. Anwendung der mathematischen Statistik in Naturwissenschaft und Technik.- 6. Aufl., Fischer, 674 S., Jena (1967)

Weel, P.B. van; McDonald, D.L.: A preliminary report on heat perception in cockroaches.- Neth. J. Zool. 21, 487-490 (1971)

Weismann, A.: Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria.- Z. wiss. Zool. 14, 187-336 (1864)

Welbers, P.: Analyse des Sauerstoffverbrauchs von Periplaneta americana bei konstanten und tagesperiodisch wechselnden Temperaturbedingungen.-Oecologia 24, 175-192 (1976)

Whitten, J.M.: The post-embryonic development of the tracheal system in Drosophila melanogaster.- Q. J. microsc. Sci. 3. Ser. 98, 123-150 (1957a)

-- :The supposed pre-pupa in cyclorrhaphous Diptera.- Q. J. microsc. Sci. 3. Ser. 98,214-250 (1957b)

-- :Breakdown and formation of connective tissue in the pupal stage of an insect.- Q. J. microsc. Sci. 3. Ser. 103, 359-367 (1962)

-- :Haemocytes and the metamorphosing tissues in Sarcophaga bullata, Drosophila melanogaster, and other cyclorrhaphous Diptera.- J. Insect Physiol. 10, 447-469 (1964)

-- :Metamorphic changes in insects.- in: Metamorphosis (Ed. Etkin, W.; Gilbert, L.J.) 43-105, Appleton-Century-Crafts, New York (1968)

Whittow, G.C.: Comparative physiology of thermoregulation. Vol. I. Invertebrates and nonmammalian vertebrates.- Academic Press, IX + 333 S., New York (1970)

-- :Comparative physiology of thermoregulation. Vol. II Mammals.- Academic Press, XI + 410 S., New York (1971)

-- :Comparative physiology of thermoregulation. Vol. III Special aspects of thermoregulation.- Academic Press, XII + 278 S., New York (1973)

Wieser, W.: Effects of temperature on ectothermic organisms.- Springer Verlag, XV + 298 S., Berlin (1973a)

-- :Temperature relations of ectotherms. A speculative review.- in: Effects of temperature on ectothermic organisms. (Ed. Wieser, W.) 1-23, Springer Verlag, Berlin (1973b)

Wigglesworth, V.B.: The sensory physiology of the human louse Pediculus humanus corporis De Geer (Anoplura).- Parasitology 33, 67-109 (1941)

Williams, K.L.; Birt, L.M.: A study of the quantitative significance of protein synthesis during the metamorphosis of the sheep blowfly, Lucilia.- Insect Biochem. 2, 305-320 (1972)

Winteringham, F.P.W.: Phosphorylated compounds in the head and thoracic tissue of the adult housefly, Musca domestica L. during flight, rest, anoxia and starvation.- Biochem. J. 75, 38-45 (1960)

Wolfe, L.S.: Studies of the development of the imaginal cuticle of Calliphora erythrocephala.- Q.J. microsc. Sci. 95, Ser. 3, 67-78 (1954)

Wyatt, G.R.: The biochemistry of insect hemolymph.- Ann. Rev. Ent. 6, 75-102 (1961)

-- :Biochemistry of insect metamorphosis.- in: Metamorphosis. (Ed. Etkin, W.; Gilbert, L.J.) 143-184, Appleton-Century-Crofts, New York (1968)

-- :Hemolymph in insects and arachnids-some biochemical features.- in: Invertebrate immunity mechanisms of invertebrate vectorparasite relations. (Ed. Maramorosch, K.; Shope, R.E.) 225-240, Academic Press., NewYork (1975)

-- ;Kalf, G.F.: Organic components of insect hemolymph.- Proc. Xth Int. Congr. Entomol. 2, 333 (1958)

-- ;Meyer, W.L.: The chemistry of insect hemolymph. III. Glycerol.- J. gen. Physiol. 42, 1005-1011 (1959)

Wylie, R.G.: The freezing of supercooled water in glass.- Proc. phys. Soc. Sect. B. 66, 241-254 (1953)

Young, N.L.: The metabolism of ^{3}H-moulting hormone in Calliphora erythrocephala at the mature larval and white puparial stages.- Insect Biochem. 6, 1-12 (1976a)

Young, N.L.: The metabolism of ^{3}H-moulting hormone in Calliphora erythrocephala during larval development.- J. Insect Physiol. 22, 153-155 (1976b)

-- ;Young, P.R.: Biochemical control of moulting hormone titer in Calliphora erythrocephala during puparium formation.- Insect Biochem. 6, 169-177 (1976)

Young, S.W.; van Sicklen, W.J.: The mechanical stimulus to crystallization.- J. Am. chem. Soc. 35, 1067-1078 (1913)

Zachariassen, K.E.; Hammel, H.T.: Nucleating agents in the haemolymph of insects tolerant to freezing.- Nature 262, 285-287 (1976)

Zdarek, J.; Fraenkel, G.: The mechanism of puparium formation in flies.- J. exp. Zool. 179, 315-324 (1972)

Zenjakin, L.A.: Zur Frage über den Zusammenhang der thermischen Preferenz mit der Temperaturreaktion des Gasaustausches bei Operophtera brumata L. und Chloridea obsoleta F. (Lepidoptera).- Revue d'Entomol. de URSS 27, 174-180 (1938)

Zumpt, F.: Myiasis in man and animals in Africa.- S. Afr. J. clin. Sci. 2, 38-69 (1951)

-- :Myiasis in man and animals in the old world.- Butterworths, London (1965)

-- :Diptera parasitic on vertebrates in Africa South of the Sahara and in South America, and their medical significance.- in: Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review, (Ed. Meggers, B.J.; Ayensu, E.S.; Duckworth, W.D.), 197-205, Smithsonian Inst. Press. Washington (1973)

Zwicky, K.: Vorzugstemperaturen bei Drosophila.- Rev. Suisse Zool. 56, 316-321 (1949)

L E B E N S L A U F

Ich, Günter A. Schaub, wurde am 11. März 1948 in Gladbeck als erstes Kind der Eheleute Artur und Waltraud Schaub, geb. Albrecht geboren.

Von 1954 bis 1958 besuchte ich die evangelische Volksschule in Gladbeck-Zweckel und wechselte dann zum Städt. Gymnasium über. 1966 wurde mir das Zeugnis der Reife zuerkannt.

Im Wintersemester 1966/67 begann ich mein Studium im Fach Biologie an der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität in Bonn. Anschließend wurde ich zum vollen Grundwehrdienst einberufen und setzte im WS 1968/69 mein Studium an der Universität Bonn fort. Am 27. Februar 1970 bestand ich das Vordiplom und wechselte für zwei Semester zur Universität Köln. Ab SS 1971 studierte ich wieder in Bonn und schloß am 21. November 1972 die Diplomprüfung ab.

Am 12. Dezember 1972 heiratete ich die Lehramtsanwärterin Dorothea Bolten.

Meine wichtigsten akademischen Lehrer in Bonn und Köln waren:
Kloft, Kullmann, Wohlfahrt-Bottermann, Danneel, Lubnow, Weissenfels, Wendt, Scholtyseck, Bick, Zippelius, Schumacher, Fischer, Kausch, Klämbt, Paul, Passoth, Tschesche, Appel; Bergmann, Harte, Pohley, Neumann, Jaenicke